

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXIII

2

НАРКОМЗДРАВ СССР — УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

---

БИОМЕДГИЗ — ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
МОСКВА 1938 ЛЕНИНГРАД

# СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
I. ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ	
Г. Г. Боссе и Б. М. Майстровая. Внутренние факторы гуттаперченаконения у бересклетов (с 9 рис.) . . . . .	79
М. И. Гребинская. Анатомия амфидиплоида <i>Raphanobrassica</i> и его родителей (с 12 рис.) . . . . .	106
Т. Ф. Щапова. Донная растительность северо-восточных заливов Каспийского моря Комсомолец и Кайдак (с 14 картами) . . . . .	122
В. П. Ногтев. Клубеньки на корнях лугового лисохвоста ( <i>Alopecurus pratensis</i> L.), их происхождение и физиологическая функция (с 3 рис.) . . . . .	145
А. Н. Пonomarev. О местонахождениях <i>Dryas punctata</i> Juz. в западном Приуралье (с 1 рис.) . . . . .	151
А. И. Лесков, Ю. П. Юдин и Н. В. Дылис. Материалы к флоре Печорского края . . . . .	161
Н. И. Темноев. Некоторые флористические особенности лугов горно-степной части юго-западного Алтая . . . . .	166
II. РЕФЕРАТЫ . . . . .	183
III. ХРОНИКА . . . . .	187

## Journal Botanique de l'URSS Tome 23 (1938) No 2

# SOMMAIRE

	Page
I. ARTICLES ORIGINAUX	
G. G. Bossé et B. M. Maistrovaja. Facteurs internes de l'accumulation de la guttapercha dans les fusains (avec 9 fig.) . . . . .	104
M. I. Grebinskaya. The anatomy of the amphidiploid <i>Raphanobrassica</i> and its parents (with 12 fig.) . . . . .	121
T. F. Ščapova. The bottom vegetation of the Komsomoletz and Kaidak Bays (with 14 fig.) . . . . .	143
V. P. Nogtev. Root nodules of the meadow foxtail ( <i>Alopecurus pratensis</i> L.), their origin and physiological functions (with 3 fig.) . . . . .	150
A. N. Ponomarev. On the stations of <i>Dryas punctata</i> Juz. in the western foothills of the Ural Mountain Range (with 1 fig.) . . . . .	160
A. I. Leskov, G. P. Ioudine et N. V. Dyllis. Matériaux sur la flore du district Petchora (en russe) . . . . .	161
N. I. Temnoev. Some floristic peculiarities of the meadows in the mountain steppe region of the southwestern Altai . . . . .	181
II. NOTES BIBLIOGRAPHIQUES . . . . .	183
III. CHRONIQUE . . . . .	187

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОТВ. РЕДАКТОР АКАДЕМИК *В. Л. КОМАРОВ*  
ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА *Н. А. БУШ*  
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*

ТОМ XXIII

2

НАРКОМЗДРАВ СССР — УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА СССР

---

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО  
БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1938

РЕДАКЦИЯ:

**ОТВ. РЕДАКТОР АКАД. В. Л. КОМАРОВ**

В. В. АЛЕХИН, Г. Г. БОССЕ (Москва),  
Н. А. БУШ (зам. отв. редактора), Н. Н. ВО-  
РОНИХИН, Л. А. ИВАНОВ, Л. И. КУР-  
САНОВ (Москва), Г. А. ЛЕВИТСКИЙ,

акад. В. Н. ЛЮБИМЕНКО, акад. А. А. РИХ-  
ТЕР, В. Н. СУКАЧЕВ, В. А. ТРАНШЕЛЬ,  
А. П. ШЕННИКОВ, Е. И. ШТЕЙНБЕРГ  
(ответств. секретарь)



## Г. Г. БОССЭ и Б. М. МАЙСТРОВАЯ

### Внутренние факторы гуттаперченакпления у бересклетов

Из работ Секции систематики и анатомии высших растений Научно-исследовательского института ботаники Моск. Госуд. университета

С 9 рисунками

Сопоставив приводимые А. Мейером (2) реакции капель месекрета с поведением каучука при действии тех же реагентов, Боссэ в 1931 г. установил, что эти капли, если не всегда, то в ряде случаев, должны в значительной мере содержать углеводороды, входящие в состав шариков каучука. Проверка этого допущения на ряде классических месекретных объектов, как-то: *Helianthus annuus*, *Sambucus niger*, *Evonymus japonica*, видах *Пех* и др., а также наличие у родов *Aposynum* и *Asclepias* каучука в листьях в виде месекретных капель — полностью подтвердили это допущение (5).

Проведенное затем анатомическое и макрохимическое исследования корней *Ev. japonica* и *Ev. europaea* (рис. 1) показали правильность наблюдения Коля (Col, 12), установившего наличие в их коре эластичных нитей (рис. 2). Однако был внесён очень важный, с хозяйственной точки зрения, корректив: нити эти оказались состоящими не из каучука, а из гуттаперчи. Боссэ затем было показано, что качество этой гуттаперчи не ниже импортной.<sup>1</sup>

Гуттаперча до того не была найдена ни в одном растении нашей флоры. Вещество это отличается рядом технических свойств, делающих его незаменимым в некоторых важнейших изделиях. Громадные запасы бересклетов в лесах СССР и легкое обогащение первичного сырья, позволяющее выгодно извлекать гуттаперчу из корней, привело по инициативе Боссэ (25) к созданию у нас в стране промышленности советской гуттаперчи и к снятию ее с импорта.<sup>2</sup>

Открытие гуттаперчи в корнях бересклета имело, однако, не только промышленное, но и теоретическое научное значение.

Как известно, наличие системы млечников, проходящих через растение от листа к корню, привело некоторых авторов к мысли о роли млечников как проводящей органические вещества системы. В частности, Габерландт (Haberlandt, 19) даже открыл, что окончания млечников в листе непосредственно примыкают к собирательным клеткам палисадной ткани. Так как месекретный каучук мы всегда находили в палисадных клетках в наибольшем (по сравнению с клетками губчатой ткани) изобилии, то, приняв за правило наблюдения Габерландта, естественно было бы допустить, что каучук корня — это каучук ассимиляционной ткани, перенесенный вниз по млечникам стебля. Оставался открытым вопрос о проходе нерастворимых в воде каучуконов<sup>3</sup> через постенный плазменный слой, оболочки клеток

<sup>1</sup> См. Резолюция 4-го Всес. совещ. по каучуконосам п. 4. „Совещание отмечает установление группой сотрудников Инст. Кауч. и Гуттап. под руководством т. Боссэ факта накопления высококачественной гуттаперчи в одном из внутрисоюзных кустарников“ (Сов. Кауч, № 10, 1932 г., стр. 9).

<sup>2</sup> В настоящее время, над извлечением гуттаперчи из корней бересклета бородавчатого работают два специальных завода Треста Каучуконос. В целях увеличения запасов бересклетов в наших лесах, постановлением Совнаркома СССР от 10/VII 1932 г. предписано лесхозам вводить этот бересклет в леса и возобновлять при вырубках.

<sup>3</sup> Каучуконами Боссэ обозначаются те крупно-молекулярные углеводороды шариков и капель каучука, присутствие которых определяет технические ценные специфические свойства последнего. Частным случаем каучуконов будет гутта гуттаперчи. Чирх в своей последней сводке по смолам предлагает термин гутта-каучука, противопоставляя его гутте из гуттаперчи. Ввиду установившегося употребления названия гутта для высокополимерного углеводорода только гуттаперчи предложение Чирха нам кажется менее удачным. Г. Боссэ.

ассимиляционной ткани и млечников и сосредоточивания этих каучукоенов вновь в сложных по структуре шариках каучука латекса.

Появление каучукоенов в корнях легко в этом случае объяснялось бы передвижением шариков каучука вниз по млечникам стебля.

Объяснение это, однако, оказывалось совершенно негодным как только мы пожелали бы применить его к бересклетам.

Уже Колем было отмечено, что нити гуттаперчи<sup>1</sup> у бересклетов имеются лишь в корнях и нижних старых частях стволов: не выше девятнадцатого

междоузлия, считая от корневой шейки у *Ev. japonica*. В молодых стеблях и в ветках их нет.

Наши анализы 1931 г. показали, что в молодых стеблевых органах не только нет нитей гуттаперчи, видимых в микроскоп, но нет вообще в тканях каучукоподобных веществ, открываемых микро- или макрохимически (10).

Таким образом гуттаперча в основных стеблях и в корнях и месекрет листьев, дающий микро-бромиды типа каучукоенов, отделены друг от друга, и непосредственного передвижения гутты из листьев в корни быть не может.

Невозможность попадания месекретного вещества в корни путем механического передвижения в случае бересклетов усугубляется еще тем, что у этих растений нет млечной системы, а нити гуттаперчи—это содержимое изолирован-



Рис. 1. Бересклет бородавчатый—*Euconymus verrucosa* L.—в подмосковном лесу.

ных мешкообразных клеток, не примыкающих друг к другу и лежащих среди коровой паренхимы.

Наконец содержимое этих гуттаперчевместилищ никогда не наблюдалось в виде сока. Во всех случаях, когда покраска по Менье (Meunier, 27) или микробромирование дают положительные результаты, содержимое мешков имеет характер плотных нитей, частично выдергиваемых бритвой из среза.

<sup>1</sup> В дальнейшем везде будет говориться о гуттаперче вместо указываемого Колем каучука.

Если это и не доказывает, что уплотнение гуттаперчи в нити не является в некоторых случаях артефактором (следствием соприкосновения этого содержимого с воздухом), то все же несомненно, что содержимое гуттаперчевместилищ всегда очень загущено и не может легко перемещаться.

Проблема накопления каучуконов внутри растения — одна из практически важных проблем. Важна она не только с точки зрения вопроса о судьбе каучуконов и роли млечников. Она весьма важна и для технологии добывания каучука, решающе важна для экономики эксплуатации каучуконосных растений.

Только в случае образования каучука в виде нитей в растении накапливается значительный процент нужного нам продукта.

Образование это несомненно связано у каучуконосов с коагуляцией млечного сока внутри млечников.

Уже Менье (27) обращает внимание на внутреннее посмертное свертывание содержимого млечника, связанное с характером накопившихся в млечнике веществ. Он полагает, что нитеобразование позволяет установить различие между промышленно доброкачественными вторичными млечниками (у *Cryptostegia madagascariensis* Boj. и др.) и недоброкачественными, богатыми смолами млечниками первичной коры и сердцевины этих растений.

„На кусках стеблей, выдержанных некоторое время в формалине, можно заметить высачивающиеся из сердцевины липкие капли коричневого цвета. Это смолистое вещество, лишенное эластичности. Из наружной части сердцевины торчат, напротив, подобно микроскопической щетке, белые нити такого же вида, как и высывающиеся из наружной флоэмной ткани нити, отличающиеся резко выраженными эластичными свойствами“ (Менье).

В некоторых случаях можно заметить при разломе стеблей и корней нити скоагулированного млечного сока не только у таких тропических первосортных каучуконосов, с которыми работал Менье, но и у наших трав.

Известен пример внутреннего образования в коре и листьях *Eucommia ulmoides* Oliv. нитей гуттаперчи [Вейсс (Weiss, 42)].

Еще в 1884 г. Радлкофер (Radlkofer, 37) писал о *Parameria*: „каучуковое вещество, обладающее свойством двойного лучепреломления, вытягивается в тонкие эластичные, слегка клейкие нити“.

Позже он же (36), при описании вида *Wimmeria cyclocarpa* из семейства *Celastraceae* указывал, что „старые ветви отличаются тем, что они богаты каучуконосными млечниками в коре, в которой больше не встречаются волокна. Кора при обламывании таких веток образует паутину нитей, так как каучуковое содержимое вытягивается в нежные, эластичные, чуть клейкие нити“.

В роде *Wimmeria* нити каучука не наблюдаются лишь у видов *Wim. confusa* и *Wim. serratula*, так как эти виды бедны млечниками, и у *Wim. pubes-*



Рис. 2. Нити гуттаперчи в коре бересклета европейского, *Evonymus europaea* L.

*cens*, так как ее хотя и многочисленные млечники не содержат каучука [Метц (Metz, 29)].

Далее Фритшем (Fritsch, 18) указано присутствие нитей каучука у 13 видов *Salacia*, 7 видов *Hippocratea* и у *Campylostemon warneckianum*. Радлкофером (36) обнаружены нити у *Mystroxydon eucleiforme* и у *Plagiophteron fragrans* из семейства *Tiliaceae* (14).

Нити каучука указаны также Маё (Maheu, 29) у ряда видов *Tinomiscium*: „Если“, пишет он, „разорвать кусок коры, ветку или пластинку листа *Tinomiscium petiolare* Miers, то куски останутся связанными многочисленными

белыми шелковистыми нитями“. Особенно много таких нитей в лепестках, в листе и у основания черешков. Интересно отметить, что, как и у *Eucommia ulmoides* [Бартеля (Barthelat, 2)], эти дающие нити млечники в листе у *Tinomiscium* на концах булабовидно вздуты.

Такие же нити по Маё имеются у видов *Tin. phytocrinoides* Kurz и *Tin. javanicum* Miers, но отсутствуют в других родах семейства *Menispermaceae*. В таком случае каучук замещен в млечниках таннином.

В семействе *Sapotaceae* у представителей рода *Palaquium* (классического источника рыночной гуттаперчи) мы так же как и у *Eucommia*, находим нити гуттаперчи [Оестерле (Oesterle, 34)] как в листьях, так и в коре стеблей. Изобра-



Рис. 3. Нити каучука как скоагулированное содержимое млечников у тау-сагыза.

жение этих нитей приведено в классических сводных работах по гуттаперче у Обаха (Obach, 33) и у Фишера (Fischer, 17).

Если судить по рисунку, данному Вильдеманом и Жантиль (Wildemann et Gentil, 43), нити каучука в готовом виде содержатся в коре корневищ *Landolphia Thollonii* — травы горных сухих степей центральной Африки.<sup>1</sup>

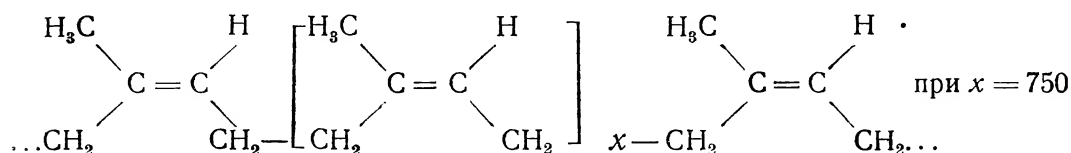
Все эти растения, содержащие каучук или гуттаперчу в нитях, принадлежат, однако, к числу обитателей влажных тропиков. Поэтому они трудно доступны для экспериментирования с ними.

Можно было бы взять наши тау-, кок-, или крым-сагызы [*Scorzonera tau-saghyz* (4), *Taraxacum hibernum* (10) и *Tar. kok-saghyz* (22)], но у них нити, корни, являющиеся скоагулированным содержимым некоторых млечников (рис. 3), непосредственно связаны через млечники, содержащие жидкий латекс, с млечниками стеблей и листьев. Здесь, следовательно, налицо непрерывная цепь содержащих каучук звеньев от листа к корню.

<sup>1</sup> Растение это, как уже многократно указывалось начиная с 1927 г. (Боссэ, 5) заслуживает того, чтобы принять все меры для получения его семян и для постановки опытов натурализации его в СССР.

Поэтому бересклеты, у которых этой связи нет, являются исключительно удобными объектами для постановки опытов по морфогенезу богатых каучуками нитей.

Рабочей предпосылкой при этом исследовании нам служило предположение, что гутта — крупно молекулярный углеводород, являющийся дис-формой каучукена хевеи, имеющей структурную формулу:



и что она образуется в корнях бересклетов за счет переносимых по стеблю веществ.<sup>1</sup> Последние реактивами на каучукены и смолы не открываются, так как не образуют скоплений или по природе своей ничего общего с каучуками и смолами не имеют. При переполнении корней такими пластическими веществами, не успевающими пойти на рост корневой системы (очень медленно растущей у бересклетов), и создаются условия для конденсации органического вещества и возникновения нитей гуттаперчи.

Гипотеза эта, кроме вышеуказанных наблюдений, поддерживалась фактами, выявленными Сидоровой при поисках каучуконосов в роде *Jurinea*. Сидорова (38) отметила, что в то время как у *Jur. cartaliniana* в паренхиме корней находился каучук в виде шариков [как это было найдено Ллойдом (Lloyd Fr. E., 23) в паренхиме стеблей и корней гваялы], в корнях *Jur. suffruticosa* каучука нет, но зато межклетники заполнены фитомеланом.

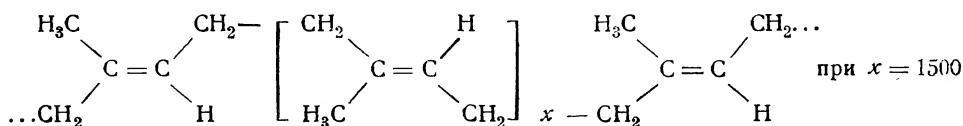
Фитомелан химически признается почти чистым углеродом [Ханаусек (Hanausek, 21)], т. е. высшей формой концентрации продуктов ассимиляции. Учитывая медленность роста *Jurinea cartaliniana*, растущей на скалах, и вероятно большую энергию ассимиляционной деятельности ее листьев в условиях значительной инсоляции этих мест, — можно видеть в фитомелане конечную форму конденсации не утилизируемых растением веществ, т. е. апофрегм по терминологии Аккермана.

Каучукены каучуковых шариков *Jurinea* в таком случае являются другой, менее законченной, формой апофрегм. Гутта бересклетов и каучукены нитей сагызов являются третьей. Из растущих у нас видов нитеобразующих каучуконосов и гуттаперченосов бересклеты, как сказано, особенно удобны для постановки решающей проверки высказанной гипотезы. Подтверждением могло бы служить появление нитей в коре молодых ветвей бересклетов при искусственной задержке передвигаемых вниз по стеблю продуктов ассимиляции, т. е. при создании искусственного тупика.

Такой тупик легко может быть получен путем кольцевания. В „Физиологии растений для садоводов“ Молиш (Molisch, 30) приводит бересклет как пример растения, ярко реагирующего на кольцевание и зажимание коры образованием каллуса и воздушных корней из него.

Поэтому в 1933 г. (в Всесоюзном институте каучука и гуттаперчи) и в 1934 г. в Институте ботаники Московского Государственного университета Б. М. Майстровой, по плану Боссэ, был поставлен ряд опытов по кольцеванию стеблей бересклетов, и изучены те изменения в структуре и составе тканей, которые при этом имели место.

<sup>1</sup> Трансформу, по Штаудингеру (39), имеет каучукен хевеи:





Исследование тканей бересклетов проводилось на срезах, делавшихся от руки.

Исследуемым материалом были экземпляры *Ev. japonica* L., выращенные в горшках в Ботаническом саду НИИБ МГУ<sup>1</sup> из черенков (рис. 4), и *Ev. verrucosa* Scop. с участков Лесопромхоза в селе Богородском и СХТА<sup>2</sup> в Петровско - Разумовском (рис. 1).

Стебли исследованных видов бересклетов являются сифоностелями. В своей молодой части они покрыты кожицей с кутинизированными наружными и радиальными стенками. На наружной поверхности последние местами образуют сосочкообразные выросты.

Лежащие под эпидермисом клетки первичной коры округлы и увеличиваются по мере приближения к центру стебля.

Флоэмные элементы хорошо выражены. Среди клеток возле ясно очерченного камбия и близ лежащих элементов флоэмы иногда, в виде очень редких одиночных включений, имеются гуттаперченосные клетки. Но в большинстве случаев их здесь нет. По мере старения на стебле появляются слои перидермы, между участками которой сохраняются небольшие островки кожицы. Под последними в клетках коры сохраняются хлоропласты, и в них повидимому продолжается ассимиляционный процесс. В двух-трех слоях клеток, лежащих под покровными тканями, стенки коллен-

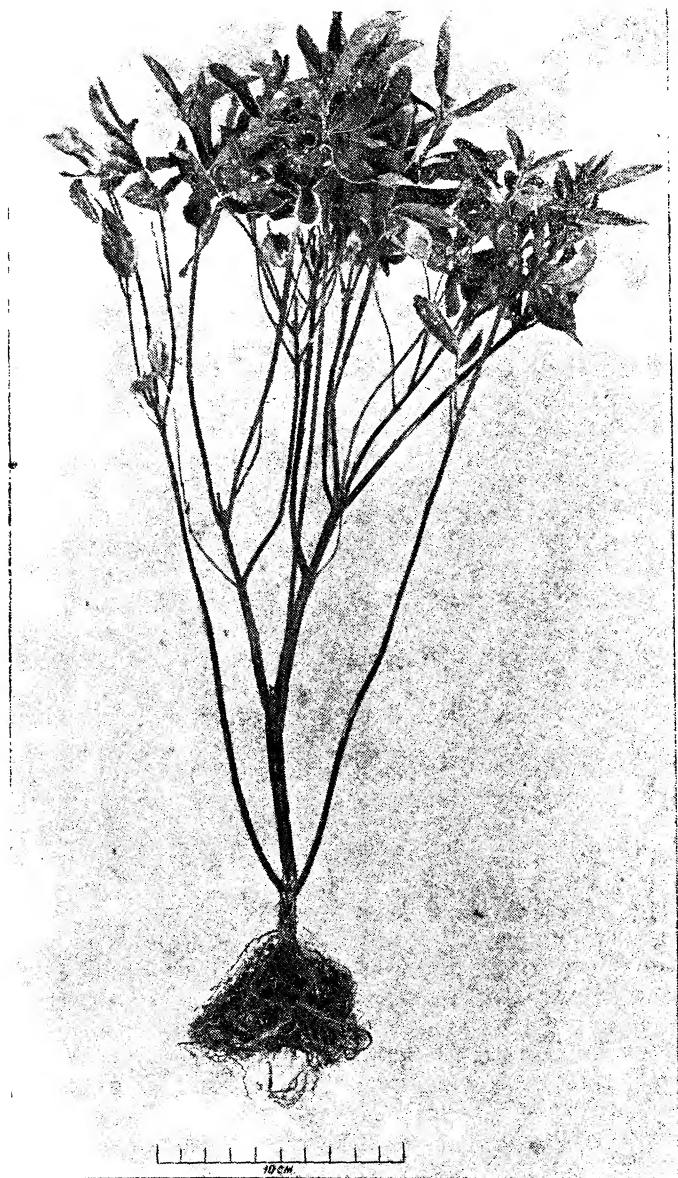


Рис. 4. Один из экземпляров японского бересклета, *Euonymus japonica*, находившихся под опытом.

химно утолщаются. Поперечное сечение стели увеличивается, и соответственно этому растет и число гуттаперчевместилищ.

Последние в старых участках стебля видны не только близ камбиальных и прикамбиальных слоев коры, но и среди периферийно лежащих групп флоэмных элементов.

<sup>1</sup> Научно-исследовательского института ботаники Московского Государственного университета.

<sup>2</sup> Сельскохозяйственная академия им. Тимирязева

Строение коры старых корней мало отличается от строения коры основания стеблей. Нужно лишь отметить увеличение числа гуттаперчевместилищ.

Нити гуттаперчи в бересклетах представляют собой уплотненное содержимое удлинённых клеток. Естественно было поэтому допустить, что клетки, дающие на определенной стадии своего развития такое своеобразное содержимое,<sup>1</sup> могут иметь на более ранних стадиях особые признаки как в содержимом, так и в оболочке, — признаки, по которым их можно было бы отличить как материнские клетки гуттаперчевместилищ.

С целью выявить особенности этих оболочек и клеточного содержимого, предшествующего гуттаперче, был испробован ряд веществ — бисмаркбраун, эозин, гематоксилин, трехцветная окраска Эрлиха и др., с различными условиями подщелачивания и подкисления.

Однако никаких специфических особенностей у оболочек гуттаперчевместилищ выявить не удалось, а следовательно не удалось и отметить клетки флоэмы, из которых затем образуются гуттаперчевместилища.

Клетки бересклетов, содержащие гуттаперчу, по своей форме прозенхимные клетки с суживающимися концами, но без вздутый, наблюдаемых у гуттаперчу содержащих клеток *Eucommia ulmoides* Oliv. и *Tinomisium petiolare*. Они ничем не отличаются от других клеток вторичной флоэмы, отделяемых камбием.

Дифференцировка их содержимого происходит весьма рано, так как окраску буттергельбом и способное бромироваться содержимое можно отметить уже у клеток, непосредственно прилегающих к камбию. Обратной корреляции между гуттаперчу содержащими клетками и ситовидными трубками, отмечаемой Де-Бари для млечников, в нашем случае не наблюдалось. Вместо того наблюдалась прямая корреляция: чем лучше развита проводящая флоэма (в нижних частях стеблей и корней), тем больше заполненных гуттаперчей клеток.

Расположены эти клетки всегда правильно по оси органа. Никакого ветвления или анастомозов не замечается.

Из того факта, что эти гуттаперчу содержащие клетки вторичной коры наблюдаются только в корнях и в старых частях стеблей (не выше 14—18-го междоузлия), надо заключить, что основным фактором появления гуттаперчи в этих клетках является не способность камбия производить клетки с особой функцией, а особенности обмена веществ в внутренних частях коры стеблей на этом уровне и в корнях. За это же говорит и наличие в соседних клетках сходного на вид зернистого содержимого, не реагирующего, однако, как гуттаперча при бромировании или окраске буттергельбом.

Приняв, что образование гуттаперчи связано с специфическими особенностями обмена веществ в корнях и в старых междоузлиях стеблей, надо было попытаться выяснить, нет ли там наряду с гуттаперчей еще какого-либо особенного содержимого в клетках.

По Вемеру (Wehmer, 41) вегетативные органы бересклетов содержат значительное число органических веществ. В коре видов *Ev. atropurpurea*, *Ev. europaea* найдены эфирные масла, смолы, аспарагин, пектин, крахмал, жиры, инвертированный сахар, флорафены, дульцит; последний — преимущественно в камбии.

Нами было поставлено определение крахмала, сахара, таннидов и пектина.

Для первого взят был J в JK, для вторых — альфа-нафтол, фелинговая жидкость и фенилгидразин, для третьих — молибденовокислый аммоний + хлористый аммоний, для четвертых — рутениумрот.

Крахмал оказался особенно интенсивно откладывающимся у основания стеблей. В корнях его несколько меньше.

<sup>1</sup> Т. е. гуттаперчу, как известно состоящую из гутты, специфических смол и, вероятно, углеводов, с меньшей, чем у гутты молекулой.

Реакция с альфа-нафтолом во всех случаях давала характерную лиловую окраску, но так как последняя наблюдалась не раньше чем через полчаса после начала действия реактива, то можно скорее думать, что здесь происходило расщепление дубильных веществ серной кислотой с выделением глюкозы, которая потом и реагировала с альфа-нафтолом.

За такое объяснение говорит и отрицательный результат испытания фелинговой жидкостью и фенилгидразином.

Танниды, присутствующие лишь в незначительном количестве в клетках ассимилирующей ткани, под эпидермисом и в главной жилке листьев (во флоэме), в стеблях накапливаются все в большем количестве по мере передвижения сверху вниз.

Если в конечных ветках они присутствуют в виде отдельных мелких включений, то у основания стеблей их так много, что ими иногда заполнены все клетки паренхимы. В корнях их также много, особенно около пробки.

Пектины обнаружены были исключительно в виде межклеточных веществ. В содержимом клеток их обнаружено не было.

Кроме указанных включений, во всех органах исследованных видов обнаруживаются часто друзы щавелевокислого кальция. В листьях они находятся в клетках губчатой ткани, в стеблях и корнях, в паренхиме коры и сердцевины. По мере старения стебля количество их увеличивается. По форме и размерам клетки, их содержащие, ничем особенным не отличаются от лежащих рядом.

Исследовать распределение дульцита, который был обнаружен у бересклетов в камбии еще Бородиным и о котором этот автор пишет, что он „дейтельно участвует в обмене веществ, заменяя в известных растениях сахар“, — не удалось.

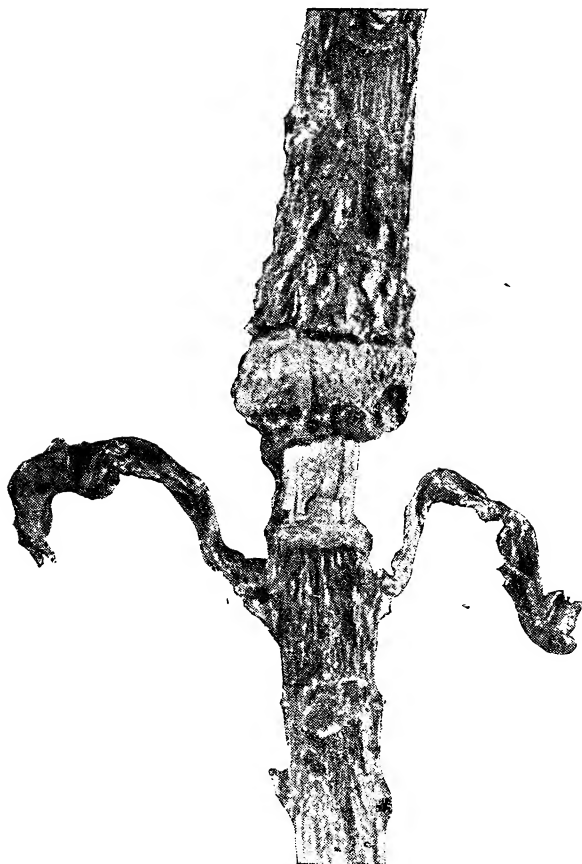
Рис. 5. Бересклет бородавчатый, *Evonymus verrucosa*.  
Образование каллуса выше кольца. Образование ветвей ниже кольца.

Приведенного достаточно, чтобы иметь право заключить, что образование нитей гуттаперчи происходит в определенных участках растения, где скопляются и другие нерастворимые вещества, т. е. где имеет место накопление органического вещества.

Этим подтвердилось допущение, что между конденсацией внутриклеточных органических веществ вообще и образованием гуттаперчи (продукта, содержащего углеводород гутту, одну из наиболее конденсированных форм химической энергии) имеется зависимость.

Так как гуттаперчевместилища в большинстве случаев расположены кругами, то заполнение отделяемых камбием клеток веществами, приводящими к образованию гуттаперчи, происходит, следовательно, с определенной периодичностью.

Создавая на разных уровнях стеблей, выше обычного места скопления пластических веществ, искусственное препятствие для передвижения про-





дуктов ассимиляции, мы могли рассчитывать, в случае правильности нашей гипотезы, на большее появление нитей гуттаперчи там, где их нормально образуется мало, и на увеличение содержания гутты в них.

Сперва была сделана попытка затруднить передвижение продуктов ассимиляции с помощью сдавливания коры зажимами. Были наложены резиновые кольца, прижимаемые проволокой. Однако этот метод результатов не дал.

Тогда кольцевание было проведено путем удаления полосы коры шириной в  $1-1\frac{1}{2}$  см (1933), а затем  $\frac{1}{2}-1$  см (1934). Кольцевание в 1934 г. проведено было в разные сроки. Опыт ставился в период снеготаяния, в апреле, согласно указанию Молиша — на хорошее образование каллуса ранней весной. На *Ev. verrucosa* было поставлено 12 опытов (в с. Богородском) и на *Ev. japonica* — 9 опытов. В мае кольцевание было повторено, и число подопытных экземпляров *Ev. verrucosa* было доведено до 30.

В Сельскохозяйственной академии опыты были поставлены в середине июня, так как только к этому времени нам были выделены подопытные кусты. Взяты были экземпляры, растущие в тени и на солнце, для учета фактора освещения. Во всех случаях отмечались и контрольные растения.

Кольцевание у верхушки стебля не дало результатов. Оно приводило к гибели ветки выше кольца. Кольцевание ниже по стеблю

(на середине или у основания) привело к образованию значительного калусообразного утолщения выше кольца (см. рис. 5). На контрольных экземплярах срезы делались на соответствующей высоте.

Пробы брались каждый месяц, начиная с мая до конца октября.

На общем состоянии растения и частей ниже кольца и выше кольца, если последнее не делалось близ конца ветки, кольцевание не сказывалось.

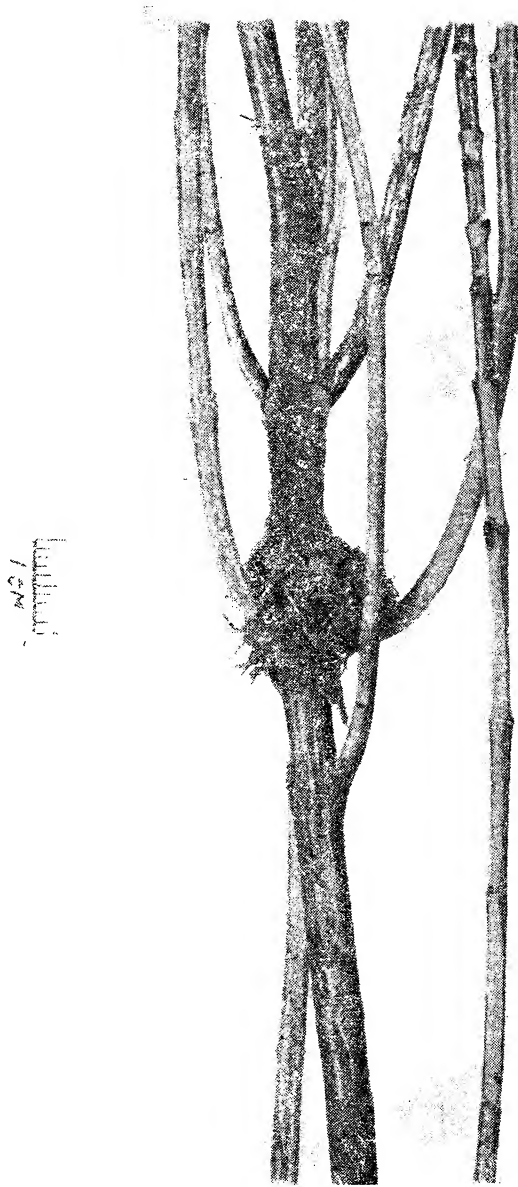


Рис. 6. *Evonymus japonica*, японский бересклет. Каллус с отходящими корешками.

Влияние кольцевания на образование каллуса начало сказываться лишь через 2 месяца. У *Ev. japonica* каллусообразование шло энергичнее, чем у *Ev. verrucosa*.

В 4 случаях у *Ev. japonica* каллусы дали через  $3\frac{1}{2}$  месяца с момента кольцевания по всей поверхности много мелких корней (рис. 6). Эти корни долго сохранялись свежими, но росли очень медленно и остались короткими.

Постепенно увеличиваясь, каллусовые утолщения заходили на площадь кольца и закрывали его.

Разрастание ткани происходило, следовательно, как по радиусу, так и по длине стебля вниз.

Встречного разрастания тканей снизу не наблюдалось. Зато ниже этого края кольца в большинстве случаев отходили новые побеги.

Для анатомического исследования срезы проводились через раневые поверхности и на 4—5 см выше и ниже кольца. С контрольных экземпляров они брались на соответствующих местах. Анатомический анализ участков выше кольца показал сильное разрастание меристемы делением клеток. Вторичные элементы встречались редко. Деление сопровождалось побурением стенок клеток вследствие отложения суберина и накоплением значительного количества внутриклеточных включений. Крахмал заполнял все живые клетки каллуса.

Таннидов было так много, что они затемняли все остальное. Они встречались даже в древесине, а под раневой пробкой образовывали сплошные массы. Число смолообразных включений в клетках было увеличено. Перечисленные вещества заполняли на уровне кольца и клетки сердцевинных лучей.

В начале каллусообразования клетки разросшейся ткани были совершенно однородны и лишь позже дифференцировались. Прежде всего начиналось опробковение наружных клеток и образование раневой пробки, часто отрезавшей кольцом целые участки паренхимы. Затем появлялись ксилемные группы, по указанию Кюстера (Küster, 21), возникающие вследствие превращения некоторых клеток меристемы в трахеиды. Иных вторичных образований в каллусах *Ev. verrucosa* и *Ev. japonica* не наблюдалось. У *Ev. japonica* с образованием корней каллус получал иное строение, превращаясь в комплекс бессистемно закладываемых корешков, окруженных собственной перидермой и скрепляемых общим кольцом ее.

Когда деятельность каллуса захватывала не только раневую поверхность, а заходила и выше, то все нормально образованные ткани начинали отодвигаться к периферии и в конце концов отрезались пробкой.

Гуттаперча в каллусе находилась в очень небольшом количестве. Среди паренхимных клеток каллуса до конца взятия проб она не была обнаружена. Лишь с новообразованием вторичных тканей она стала откладываться около трахеид и в некоторых случаях среди клеток паренхимы, окруженных раневой пробкой. В отходящих от каллуса и имеющих нормальное анатомическое строение корешках нити гуттаперчи появились лишь через 2 месяца после возникновения корешков. Распределение этих нитей было как обычно в молодых корнях. Над каллусом, несмотря на задержку оттока пластических веществ, нити гуттаперчи наблюдались в нормальном для соответствующего уровня количестве.

Зато в случае отрезания раневой пробкой части нормальных тканей с содержащими гутту клетками возникали участки, наиболее насыщенные нитями (рис. 7).

На раневой поверхности ниже кольца ткани сохранили свой нормальный характер. Под кольцом большого разрастания тканей не происходит. Насыщенность крахмалом, дубильными веществами и смолами здесь меньше. Но число нитей гуттаперчи увеличено, и заполненность гуттаперчевместилищ больше. Это приводит к выводу о превращении под влиянием кольцевания обычных клеток коровой паренхимы в содержащие гутту клетки. Раневая пробка охватывает большие участки ткани, в которых и отлагаются нити гуттаперчи. По мере удаления от раневой поверхности число и заполненность их становятся вновь нормальными.

Для каучуконосов увеличение заполненности млечников каучуком под влиянием кольцевания и также ниже кольца наблюдал Тоблер (Tobler, 40) у молодых окольцованных *Manihot Glaziovii*.

Помимо опытов с простым кольцеванием, поставлен был в природных условиях эксперимент с кольцеванием и удалением листьев. Были выделены трехствольные мощные кусты. С одного стебля удалялись листья, после чего производилось кольцевание у его основания. Одновременно откольцовывался второй стебель с сохраненной листвой. Третий ствол служил контролем.

В заживлении ран и образовании новых побегов ниже кольца обезлиственные ветви не отставали от нормальных. Общее состояние куста оставалось хорошим до конца опыта.

Микроскопический анализ в 2 из 4 поставленных опытов не показал различия в отложении нитей между сравниваемыми стволами. В других 2 большее количество заполненных гуттаместилиц оказалось в стеблях с удаленными листьями.

Описанные опыты, таким образом, показали, что образование гутты, наблюдаемое в стеблях и корнях бересклетов, не является действительно специфическим свойством каких-либо определенных клеток, могущих образоваться из камбия лишь в корнях или старых стеблях. Бобылев (Bobilioff, 3) в своей анатомии бразильской хевеи показал, что у этого растения в некоторых случаях каучук можно найти не только в млечных трубках, но и в клетках паренхимы ствола. Потому он считает, что к каучукообразованию способна любая живая клетка этого дерева.

Наш опыт также как будто подтверждает допущение, что если вообще растение обладает способностью образования углеводов типа каучуконов, то фактическое проявление этой способности в той или другой части растения зависит от общего хода жизненных процессов. Особенно показательным в этом смысле является появление гуттаперчи в клетках, изолированных пробкой (рис. 7).

Объяснение этому явлению можно найти, применив к нашему случаю теорию Пристли (Priestley, 35) о связи между пробкообразованием и усиленным притоком пластических веществ к местам, где рост не настолько энергичен, чтобы все притекающие вещества потреблялись.

При кольцевании стеблей, как показал Кэртис (13), выше кольца наблюдается не избыток количества органических веществ, а недостаток их.

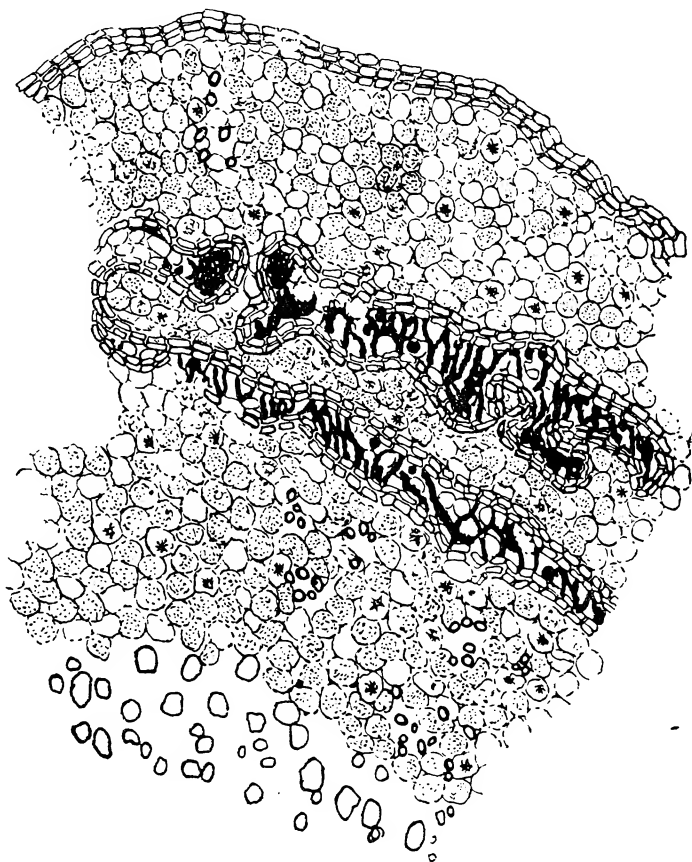


Рис. 7. (схема). *Euonymus japonica*, бересклет японский. Нити гуттаперчи в участке паренхимной ткани, окруженной раневой пробкой.

Зато под кольцом, за счет восходящего тока органических веществ, поступающих из листьев кружным путем через основание стеблей или корни, имеет место энергичный приток, что выражается в отмеченном образовании новых побегов под кольцом.

Как известно, теория Пристля говорит о том, что суберин, превращающий клетки в пробковые, возникает в результате избыточного притока к ним органических веществ, не потребляемых на рост. Образование же суберинного слоя усиливает этот процесс, создавая преграду для диффузии растворимых клеточных веществ.

Возникает тупик, в котором и происходит накопление углерода и водорода в форме наиболее конденсированной.

Одной из таких форм конденсации могут считаться каучукены, в молекуле которых отсутствует кислород. Гутта же, как мы видим из ее формулы и свойств, является одним из каучуконов.

Среди особенностей бересклетов надо отметить медленность их роста. Это обстоятельство должно способствовать образованию именно у этих растений конденсированных форм углерода и водорода.

Эксперимент с перерывом коровой связи корней с растущими окончаниями веток, привел к увеличению накопления гутты в откольцованных стеблях. Это объясняется именно медленностью в использовании продуктов ассимиляции и избыточным притоком их к месту ранения, где образуется коровой тупик.

Вывод из наших экспериментов может быть перенесен и на накопление каучука в виде нитей в корнях тау-, кок- и крым-сагыза. Во всех этих случаях рост растений в силу природных условий существования (летняя ранняя засуха) рано задерживается. Процесс же образования органического вещества, благодаря большой инсоляции, идет энергично и повидимому протекает и при условиях, когда воды уже недостаточно для роста (7). Продукты ассимиляции, поступающие в избытке в корни, способствуют пробкообразованию (у тау-сагыза сильно развита внутренняя пробка, у кок-сагыза образуются мощные пробковые цилиндры). Между слоями пробки зажимаются ткани, которые постепенно отмирают и в которых притекающие вещества особенно легко превращаются в высококонденсированные виды углеводородных соединений.

Этим же замедлением процесса деления клеток и роста растения вследствие наступившей засухи, не прерывающей, однако, образования органического вещества хлоропластами, может быть объяснен и факт накопления каучука у гвайюлы в период засухи (Ллойд, 23).

Североамериканскими исследователями было показано, что наиболее выгодной для каучукового хозяйства будет такая система культуры этого растения, при которой сначала гвайюла получает достаточно воды и энергично растет (но накапливает мало каучука), а затем, при условии продолжающегося интенсивного освещения и тепла, переводится на засушливый режим. Как указано выше, Сидорова, исследовавшая каучуконосность в роде *Jurinea* в 1932 и 1934 гг., показала, что в то время как у *Jur. cartaliniana* в корнях накапливается капельный каучук, у *Jur. suffruticosa* в межклетниках корня очень много фитомелана, но нет каучука. Оба эти вида *Jurinea* растут в условиях, когда период роста (достаточное весеннее поступление воды) сменяется летней засухой, не сразу убивающей листву растения.

Без сомнения фитомелан еще в большей мере чем каучукены является конденсированным продуктом ассимиляции.

Каков химический состав месекрета бересклетов — мы не знаем. Реакция Менье и бромирование устанавливают лишь наличие в нем непредельных углеводородов типа каучуконов, но не дают возможности отличить, гутта ли это.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> В настоящее время М. М. Иосса (секция систематики и анатомии высших растений ОИИБа МГУ) закончила разработку метода различения на срезах растений гутты от каучуконов каучука. Этот способ позволит решить, являются ли включения клеток листьев бересклетов каучуком или гуттаперчей.

То обстоятельство, что нити в корнях бересклетов оказались состоящими из гуттаперчи, не может еще помочь нам в выяснении химической природы месекрета этих видов.

Джапаридзе и Кезели (16) без всяких оснований переносят установление мнгой гуттаперчевой природы нитей корня бересклетов и на месекрет. Отсутствие в лишенных месекрета частях молодых стеблей веществ, реагирующих как каучукены, и ненахождение их в путях, проводящих органические вещества, доказывает, что гутта в гуттаперчевместилищах синтезируется из веществ, не дающих каучуконовой реакции. Предшественниками же гутты могут быть вещества, на которые распадаются молекулы месекретных веществ, или же месекрет может вообще не иметь прямого отношения к образованию нитей гуттаперчи, и его каучукены являются конечными продуктами параллельного, но не того биохимического процесса, который в гуттаперчевместилищах корней дает гутту.

Месекрет листьев и зеленых клеток коры веток, подобно месекрету листьев подсолнечника и золотарника, и в бромированном виде имеет весьма разнообразную структуру. Это то компактные, то зернистые образования, то сферы, как бы полые внутри, в оптическом сечении, имеющие вид колец.

Как показали исследования Арсеньевой, Левшиной и Стешиной (1), капли месекрета листьев подсолнечника меняют свои размеры в течение суток, уменьшаясь в ночные часы.

Это заставляет считать весьма вероятным, что какая-то бромирующаяся часть месекрета (протокаучукены?) более лабильна и оттекает из листьев подобно растворимым веществам.<sup>1</sup>

В другой подготовленной к печати работе (Боссэ, Левшина, Стешина, „О каучуконосности подсолнечника“) одним из авторов (Боссэ) приведены основания, заставляющие считать, что месекретный каучук и каучук млечного сока своим образованием обязаны деятельности пластид. За это говорит и наличие на шариках каучука белковой оболочки, и то, что шарики каучука—структурные образования сложного состава, и ряд других обстоятельств.

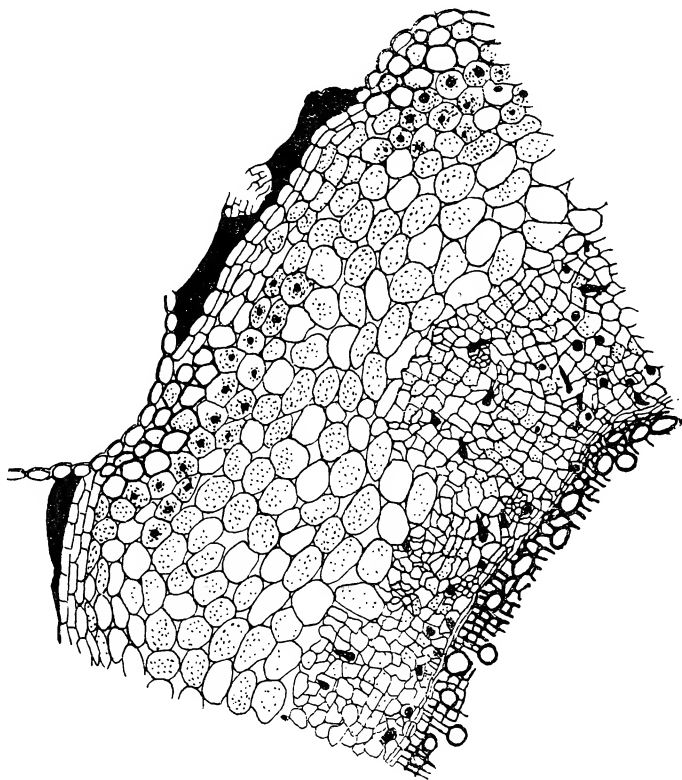


Рис. 8. *Evonymus japonica*, бересклет японский. Поперечный срез стебля. Расположение зерен месекретного каучука или гуттаперчи (?) против разрывов перидермы.

<sup>1</sup> Наличие растворимой в уксусно-этиловом эфире фракции месекретного каучука, дающей по методу Прокофьева нормальные не растворимые в спирте + хлороформ бромиды, но плохо вулканизирующейся, выявлено руководимой Боссэ лабораторией технологии растительного каучука Московского Института тонкой химической технологии (МИТХТ). Исследование это дает основание полагать, что в каплях каучука присутствуют и маломолекулярные углеводороды (8), которые мы условно называем протокаучукенами.

За это же говорят как будто и наблюдения, сделанные Майстровой в процессе работы с бересклетами.

У *Ev. verrucosa* и *Ev. japonica* месекретные включения, как сказано, локализируются в палисадных клетках листьев (губчатая паренхима почти лишена их) и в зеленых клетках коры стеблей, расположенных на верхушке стебля сплошным кольцом, а ниже образующих линзовидные островки против разрывов перидермы. В последнем случае ясно выраженные месекретные капли, дающие реакцию на каучукены, имеются в среднем, открытом свету участке таких островков.

По мере прикрытия перидермой капли месекрета становятся меньше, а затем исчезают (рис. 8). Иногда лежащие под пробкой клетки показывают

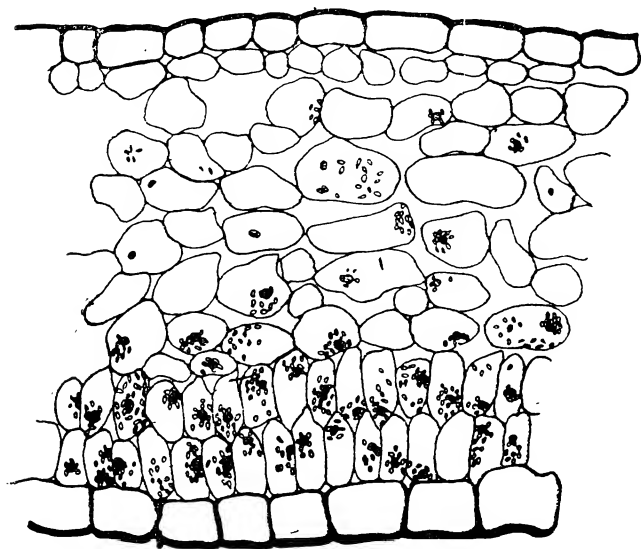


Рис. 9. *Euonymus japonica*, бересклет японский. Поперечный срез листа. Соотношение в расположении месекрета и крахмальных зерен.

бесформенные, неясно очерченные обрывки месекретных включений которые можно принять за остаток ранее образовавшегося здесь под действием света нормального месекрета.

Просмотр Майстровой большого количества поперечных срезов стеблей и листьев бересклетов привел ее к выводу, что месекретные включения образуются исключительно в местах отложения крахмала. В зеленых клетках бересклетов крахмальные зерна иногда заполняют всю клетку, но чаще скопляются в одном месте. В этих участках и лежат капли месекрета. Так как скопления крахмала не приурочены к определенно-ориентированным участкам клетки,

то связь между ними и каплями месекрета выступает очень четко.

На одном и том же срезе мы видим разные картины расположения этих веществ в клетках: в одних случаях наблюдается лишь легкое пожелтение или побурение (в зависимости от применяемой реакции) в месте скопления крахмала, в других видно несколько окрашивающихся капелек и, наконец, в третьих ясно выражены зерна месекрета, содержащего каучукены.

Все эти образования имеют место среди скоплений зерен крахмала, причем последние могут заполнить всю клетку, но чаще концентрируются вокруг месекретного шарика в неопределенном числе или одним кругом (рис. 9).

Самым показательным является положение, при котором большая часть клетки свободна от крахмала, а месекретная капля хорошо выражена и вокруг нее выступают концы крахмальных зерен.

Поскольку пластидное происхождение крахмала не вызывает сомнения, это территориальное сближение крахмальных зерен с каплями месекретного каучука (или гуттаперчи) также подкрепляет гипотезу Боссэ о пластидном происхождении последних (9).

### Резюме

1. Открытие Боссэ в 1931 г. гуттаперчевой природы нитей коры корней и стеблей бересклетов, растений широко распространенных в лесах СССР, позволило поставить производство гуттаперчи в СССР и снять это сырье с импорта.

2. Нити эти представляют собой содержимое клеток, изолированных друг от друга и от ассимилирующей ткани, что опровергает возможность непосредственного поступления в них гутты, образованной в листьях.

3. Кольцевание стеблей *Ev. japonica* и *Ev. verrucosa* приводит к появлению нитей гуттаперчи под кольцом в тех участках коры стебля, где нормально их не бывает, и увеличивает число и диаметр их там, где они нормально имеются. Это усиленно происходит в тех участках ткани, в которых образуется внутренняя кольцевая пробка.

4. Факторами каучукенонакопления в корнях является сочетание из активной ассимиляционной деятельности и слабого роста образующих каучукены растений и образование тупиков, где происходит скопление органического вещества, конденсирующегося в максимально инертные в растениях соединения.

5. Каучукены (гутту?)-содержащий месекрет в зеленых клетках листьев и стеблей бересклетов окружается обычно зернами крахмала, что поддерживает гипотезу Боссэ о пластидном происхождении месекретного каучука.

Московский Государственный университет  
1936—1938

### Литература

1. Арсеньева, Левшина и Стешина. Отчеты о работе с подсолнечником в 1935 г. (Рукопись). — 2. Barthelot M. G. Les laticifères de l'*Eucommia ulmoides*. Journ. de Bot., t. XIV, p. 55, 1900. — 3. Bobiloff W. Anatomy and physiology of *Hevea brasiliensis*. P. I, p. 87—88, Zürich 1923. — 4. Боссэ Г. Г. *Scorzonera tau-saghyz*. Журн. рез. пром. № 2—3, 1931. — 5. Боссэ, Г. Г. Об интродукции *Landolphia Tholloni*. Сов. ботаника № 3—4, стр. 36, 1933. — 6. Боссэ Г. Г. Проблема новых каучуконосов в свете обследования флоры СССР. Сов. каучук № 4, стр. 20, 1932. — 7. Боссэ Г. Г. Биологическая роль каучука в некоторых наших растениях. Сов. каучук № 1, стр. 33, 1933. — 8. Боссэ, Иосса, Тверская. Метод фракционированного выделения каучуконов (Рукопись), 1935. — 9. Боссэ, Левшина, Стешина. О каучуконосности подсолнечника (Рукопись), 1935. — 10. Боссэ и Прилуцкая. Проблема поисков каучуконов в СССР. Сов. ботаника № 5, стр. 118, 1934. — 11. Гаузер. Латекс, Госхимиздат, 1932. — 12. Col. Sur l'existence de laticifères à contenu spécial dans les fusains. C. R. Acad., Sci. p. 1354, 1901. — 13. Кэртис Ф. Передвижение растворенных веществ в растениях. 1937. — 14. Де-Бари. Сравнительная анатомия вегетативных органов явнотных и папоротникообразных растений. 1877. — 15. Durand. Recherches physiologiques sur les composés tanniques. Rev. gén. Bot., p. 29—30, 1928. — 16. Джапаридзе Л. И. и Кезели Т. А. О вероятной зависимости между месекретом и образованием каучука у некоторых растений. Бот. журн. СССР № 6, стр. 583, 1935. — 17. Fischer Emil. Guttapercha und Balata. Berlin 1933. — 18. Fritsch. Untersuchungen über d. Vorkommen v. Kautschuk bei *Hyppocrateaceen*. Cassel 1901. — 19. Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1924. — 20. H a n a u s e k. 1. Die Kohlenschicht im Perikarp d. Kompositen. Sitz. d. math. naturw. Kl. d. Acad. d. Wiss., Bd. XXVI, Wien 1907. 2. Neue Mitteil. u. sogen. Kohlenschicht d. Kompositen. Wiesner Festschr. Wien 1908. — 3. Kohlenähnliche Masse d. Kompositen. Denkschrift d. K. Akademie d. Wiss., Bd. 87, Wien 1912. — 21. Küster. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1883. — 22. Липшиц. Новый каучуконосный одуванчик *Taraxacum kok-saghyz*, Москва-Ленинград 1934. — 23. Lloyd Fr. The responses of the guayule *Part. argentatum* to irrigation. Science, 11 p. 414, 1931. — 24. Lloyd Fr. E. Guayule. Carn. Inst., Nr. 139, 1911. — 25. Макагон. Каучуконосные растения. Сельскохоз. энциклопедия, т. III. стр. 44, 1934. — 26. Meyer Arth. Morphologische u. physiologische Analyse d. Zelle d. Pflanzen u. Tiere. Jena 1920. — 27. Meunier Alph. L'appareil laticifère des caoutchoutiers. P. 20, Bruxelles 1912. — 28. Metz B. Anatomie d. Laubblätter d. *Celastrineen* mit bes. Berücksichtigung d. Vorkommens v. Kautschuk. — 29. Maheu J. Sur l'existence de laticifères à caoutchouc dans le genre de *Menispermaceae: Tinomiscium* Miers. C. R. Acad. Sci. t. 191, p. 958. — 30. Молиш Г. Физиология растений как теория садоводства. Перев. с 6-го немецк. изд., стр. 33, М. 1933. — 31. Molisch H. Microchemie d. Pflanzen. Jena 1913. — 32. Münch. Die Stoffbewegung i. d. Pflanze. Jena 1930. — 33. Obach. Die Guttapercha. Dresden 1901. — 34. Oesterle G. Archiv der Pharmakologie Bd. 230, 1892. Цит. по Obach. — 35. Priestley I. Causal factors in Kork-formation. New Phytologist, vol. XXI, 1922; 2. The water relation of the plant growing point. Ibid., vol. XXII, 1922; 3. Further observation upon the mechanism of root pressure. Ibid., vol. XII, 1922. — 36. Radikofer. Bot. Gaz. p. 199. Chicago 1893. — 37. Radikofer. Sitzungsber. d. math. phys. Kl. d. K. Bayer. Acad. d. Wiss., Bd. XIV A III, S. 515, 1884; цитир. по Wiesner, Rohstoffe d. Pflanzenreichs. — 38. Сидорова. Сравнительноанатомический очерк рода *Jurinea* в связи с образованием у него каучука (Рукопись) 1934. — 39. Штаудингер Г. Высокомолекулярные органические соединения, каучук и целлюлоза. Перев. с нем., стр. 395 1935. — 40. Tobler. Physiologische Milchsaft u. Kautschukstudien. Jahrb. f. wiss. Bot., d. Bd. 154, Leipzig 1924. — 41. Wehmer. Die Pflanzenstoffe. Bd. II, S. 716, 1929. — 42. Weiss F. On the caoutchouc containing cells of *Eucommia ulmoides*. Transact. of Linnean Soc., Ser. II, Botany, vol. 3, p. 243, London 1892. — 43. Wildemann E. et Gentil L. Lianes caoutchoutifères de l'Etat Indépendant du Congo, Bruxelles 1904.



## G. G. BOSSE et B. M. MAISTROVAJA

## Facteurs internes de l'accumulation de la gutta-percha dans les fusains

## Résumé

1) En 1931 Bossé découvrit que les fils de l'écorce, des racines et des tiges des fusains (*Evonymus*) sont de la gutta-percha. Les fusains étant largement répandus dans les forêts de l'URSS, cette découverte permit de supprimer l'importation de cette matière première, en organisant sa production en URSS.

2) Ces fils représentent le contenu des cellules (anatomiquement décrites par Col) isolées entre, elles, aussi bien que du tissu assimilateur, ce qui exclut toute possibilité de l'entrée immédiate dans ces cellules de la gutta formée dans les feuilles.

3) L'annélation des tiges de *Evonymus verrucosa* et *Ev. japonica* fait apparaître les fils de gutta-percha sous l'anneau dans ces parties de l'écorce de la tige, où ils ne se trouvent pas normalement, et augmente leur nombre et leur diamètre là, où ils se trouvent à l'état normal. Ce fait a lieu surtout dans les parties du tissu où se forment des couches subéreuses, internes produites par la blessure. Ça prouve catégoriquement que la gutta n'est par transportée comme celle des feuilles à la tige, mais doit se former dans les cellules à gutta-percha de l'écorce des tiges et des racines.

4) Les facteurs d'accumulation de la gutta ou des caoutchoukènes (fraction des hydrocarbures des globules de caoutchouc, qui représentent le caoutchouc dit „chimiquement pure“) dans les racines sont: 1° l'action assimilatrice active des plantes donnant du caoutchouc, associée à une faible croissance, 2° la formation des culs Le sac, ou se produit l'accumulation de la matière organique qui se condense dans les plantes en combinaisons chimiquement inertes.

5) Le mesecret, renfermant les caoutchoucènes des cellules vertes des feuilles et des tiges du fusain est ordinairement entouré de grains d'amidon, ce qui s'accorde avec l'hypothèse de Bossé sur la provenance plastidienne du caoutchouc du mesecret.

## Добавление 1938 г.

Печатаемая статья была сдана нами в редакцию Ботанического журнала СССР летом 1936 г. Этому обстоятельству (отсутствию ее в напечатанном виде в 1936 г.) надо приписать то, что работа наша не могла быть учтена авторами сводной статьи „Локализация, физиология образования и накопления каучука у растений“, Г. И. Борисовым и В. Н. Любименко в сборнике „Каучук и каучуконосы“ т. I. Изд. Акад. Наук СССР, 1936 г.

Указанные авторы пишут по поводу цитированных ими работ: „Мы полагаем, что опыт цитируемых авторов (Новиков, Гречушников и Барменков Г. Б.) еще не решает вопроса о том, способны ли млечники к синтезу каучука или они являются для него только складочным местом, тогда как синтез происходит только в ассимилирующих клетках листьев. Для решения этого вопроса необходима такая постановка опытов, при которой на ряду с прекращением притока готового каучука из ассимилирующих клеток в млечники корня последние снабжались бы в достаточном количестве углеводами“ (стр. 260).

Из нашей работы видно, что нам удалось поставить такой *experimentum crucis*. То, что для этого опыта мы использовали не тау-сагыз с корневым каучуком, а бересклеты с отложением гуттаперчи, не меняет существа дела. Нами доказано, что млечные клетки являются у данного растения местом образования гуттаперчи (зеркальной формы по отношению к каучуку-хевеи — высокополимерному углеводороду каучука). Следовательно последние могут синтезироваться, а не только накапливаться в млечниках, что и требовалось доказать.



Тем самым работа наша опровергает заключение названных выше авторов (стр. 216) относительно каучука (читай более точно каучукенов), что синтез его в сосудах „во всяком случае исключается“ и делает весьма сомнительным даже менее обобщенное заключение Новикова, Гречушникова и Барменкова („Накопление каучука в корнях тау-сагыза, как результат оттока от листьев“. Докл. Акад. Наук СССР № 4, 1934 г.), что млечники корня тау-сагыза не играют роли в образовании каучука, а являются лишь местом его проведения и отложения.

Следует отметить еще один вывод из нашей работы по-новому освещающий (сравнительно со статьей Борисова и Любименко, сводящей предыдущие исследования) вопрос о месте гутты, а следовательно и каучукенов в жизни растений их вырабатывающих. Борисов и Любименко правы, когда пишут: „Нередки случаи, когда при сильном уменьшении количества экскрета (правильнее было бы говорить не об экскрете, а об инкрете, когда речь, как в данном случае, идет о веществах, выделяемых и накапливаемых внутри клетки их образующей! Г. Б.) развитие идет более мощно, чем при условиях, когда количество экскрета (инкрета! Г. Б.) напротив сильно возрастает“. Но, как видно из наших опытов, вывод авторов „Этого не могло бы быть, если бы образование экскреторного (инкреторного! Г. Б.) вещества было тесно связано с определенными реакциями основного обмена веществ, от которого развитие растения находится в прямой зависимости“ (стр. 218)—является неверным. Связь эта существует, так как только при нарушении этих основных процессов, например при задержке роста, как в наших опытах, или может быть недостатке в снабжении ассимиляционных органов водой (см. Босса „Биологическая роль каучука в некоторых наших растениях“. Сов. Каучук № 1, 1933 г., стр. 33) происходит отложение значительных количеств гутты или других каучукенов.

Г. Босса.

М. И. ГРЕБИНСКАЯ

## Анатомия амфидиплоида *Raphanobrassica* и его родителей

Из работ Анатомической лаборатории Всесоюзного Института Растениеводства

с 12 рисунками

(Получено 6/VII 1937)

### Введение

В последнее время генетика обогатилась материалами по изучению полиплоидных форм как существующих в природе, так и экспериментально полученным. Методы экспериментального получения полиплоидов разнообразны.

Часто отдаленная гибридизация приводит к увеличению числа хромосом, обычно к удвоению.

В настоящее время известно около 30 амфидиплоидных форм у растений самых различных семейств, возникших при гибридизации. Многие исследователи, изучавшие цитологию и генетику полиплоидов, отмечали, что увеличение числа хромосом, особенно в случае удвоения (тетраплоидия), сопровождается более мощным развитием растений. Однако специальным изучением анатомии этих форм никто не занимался.

Цитогенетики ограничиваются большей частью исследованием общей морфологии растений и его цитологии, изучают „признаки“ и клетку, игнорируя изучение тканей растений, структуру и архитектуру их на различных стадиях в онтогенезе. Если генетики и касались анатомии, то вскользь, мимоходом.

Редкое исключение представляют работы Герасимова (Gerassimow J. J., 1902), первого из исследователей, изучавшего еще в 1899—1900 гг. полиплоидные нити *Spirogyra bellis*, полученные путем охлаждения. Благодаря удобству объекта он произвел довольно полное сравнительноанатомическое изучение количественного порядка и констатировал, что все клетки *Spirogyra*, имеющие большое количество ядерной массы (двойное ядро или два ядра в клетке), всегда в два-три раза больше одноядерных.

Гетс (Gates, 1915), изучая цитогенетику *Oenothera gigas*, оказавшуюся тетраплоидом, спонтанно полученным от *Oenot. Lamarckiana*, исследовал анатомию этих форм. Главное внимание Гетс уделял изучению анатомии генеративных органов, которые у *Oenot. gigas* отличаются большей величиной клеток. Анатомия остальных органов им совсем не затрагивалась.

Винклер (Winkler, 1916), изучив анатомически полученные им тетраплоидные *gigas*-формы—*Solanum nigrum* и *S. lycopersicum*, отметил, что величина клеток мезофилла листа, устьиц, волосков простых и железистых, клеток сердцевины стебля, размер сосудов, пыльцевые зерна значительно больше, чем у исходных диплоидных *S. nigrum* и *S. lycopersicum*. Эти количественные различия он не подтвердил цифровыми данными, но на приводимых им рисунках заметна значительная разница в величине клеток. Изучая хлорофилловые зерна в палисадных клетках листа у *gigas*-форм, Винклер пришел к заключению, что тетраплоиды имеют более крупные хлорофилловые зерна, чем диплоиды. Измерений он тоже не делал, а на рисунках его почти не видна разница размеров хлорофилловых зерен тетраплоида и диплоида. На рисунке представлена не клетка, а дано изображение зерен, а потому утверждения Винклера о большей величине пластид у тетраплоидных форм недостаточно убедительны.

Веттштейн (Wettstein, 1924, 1928) в своих классических работах со мхами изучал их анатомию и получил интересные данные. Имея прекрасный материал от гаплоидного до тетраплоидного мха, и притом весьма удобный для анатомического исследования, Веттштейн исследовал анатомию почти всех тканей и органов мха и установил увеличение клеток сравнимых тканей и органов от гаплоидных к тетраплоидным мхам. Изучая включения клетки, он нашел, что размеры хлорофилловых зерен у тетраплоидного мха, по сравнению с диплоидным и даже гаплоидным, слегка уменьшены.

Дончо Костов и Кендаль (Dontcho Kostoff a. Kendall, 1934) при цитологическом изучении тетраплоидного томата *Solanum Micado* частично касались его анатомии. Оказалось, что величина клеток листа, длина и ширина устьиц, клетки корня, пыльцевые зерна у тетраплоидного *S. Micado* значительно больше, чем у диплоидного. Зная противоречивые данные Винклера и Веттштейна о величине пластид у полиплоидных форм, авторы измеряют пластиды у исследуемых форм и находят, что пластиды диплоидного и тетраплоидного *S. Micado* почти одинаковы по величине, но число их в клетках тетраплоида больше. Вообще, авторы отмечают некоторую тенденцию к уменьшению хлоропластов у тетраплоида, чем основательно подвергают сомнению данные Винклера, который изучал пластиды другого вида рода *Solanum*.

Некоторыми авторами частично затрагивалась анатомия амфидиплоидов.

Как известно, гибрид, полученный Гериберт-Нильссон (Heribert-Nilsson, 1918) от скрещивания *Salix viminalis* × *S. caprea* при цитологическом изучении оказался амфидиплоидом (Hascins, 1929). Так как *S. viminalis* и *S. caprea* считаются генетически отдаленными видами, то скрещивание этих различных геномов приводит к некоторой несовместимости, к дисгармониям в организме гибрида. Гериберт-Нильссон отмечает некоторые интересные моменты в поведении амфидиплоида. Зимой в 1916—1917 гг. многие ветви на кустах амфидиплоидных растений имели неровную, с глубокими бороздами, кору. Причиной этого явления оказался не холод, а непропорциональное разрастание сердцевины ветвей гибрида, вызванное какими-то физиологическими факторами. Другие гибриды имели вполне нормальную гладкую кору. К сожалению, специального анатомического исследования Гериберт-Нильссон не проводил ни на этих измененных ветвях ни на других органах амфидиплоида.

Рыбин (1936) при изучении анатомии листа амфидиплоида, полученного от скрещивания алычи с терном, нашел, что клетки листа амфидиплоида больше обеих родительских.

Г. Д. Карпеченко в 1922 г. установил, что виды двух родов *Raphanus sativus* и *Brassica oleracea* имеют одинаковые числа хромосом. Скрещивая эти формы, он получил в  $F_2$  фертильные гибриды с увеличенными числами хромосом от триплоидов до гексаплоидов. Уделяя основное внимание изучению цитогенетики полиплоидных гибридов, Карпеченко попутно исследовал сравнительно-анатомически некоторые органы цветка (лепестки, чашелистики и цветоножки) и отметил увеличение клеток этих органов по мере увеличения числа хромосом. Наиболее интересными оказались тетраплоидные гибриды, которые были константными и получили название *Raphanobrassica*. Материалом для настоящей работы и послужила *Raphanobrassica*, предложенная для анатомического исследования проф. Г. Д. Карпеченко.

*Raphanobrassica* интересна, во-первых, как гибрид, возникший от скрещивания морфогенетически отличных родов, во-вторых, как амфидиплоид, т. е. как форма, в которой произошло удвоение хромосом двух различных комплексов. Поэтому в основу данного исследования было положено изучение комбинирования и наследования анатомических структур, с одной стороны, и влияние удвоенного набора хромосом,—с другой. Одновершенно необходимо было заняться изучением общей анатомии редьки и капусты, так как данных о строении органов этих растений в литературе нет.

Амфидиплоид *Raphanobrassica* получен Карпеченко в 1925 г. от скрещивания эрфуртской редьки (♀) с копенгагенской белокочанной капустой (♂). Хотя морфология *Raphanobrassica* и исходных форм достаточно подробно описывалась в работах Карпеченко (Карпеченко, 1924, 1927), все же необходимо кратко остановиться на морфологии исследуемых форм для понимания собственно-анатомической части данной работы.

Эрфуртская редька имеет продолговатые, сильно рассеченные листья, покрытые прозрачными волосками. Листья тонкие, жесткие, с длинными черешками, собраны в розетку. Под розеткой начинается корнеплод, окрашенный в черный цвет, заканчивающийся стержневым корнем. Редька — двулетнее растение, хотя довольно часто цветет в первый год.

Копенгагенская белокочанная капуста имеет лировидные, не рассеченные, покрытые восковым налетом листья, расположенные очевидно на стебле, с плоскими, короткими черешками. Лист мясистый, сочный, почти суккулентного типа. От подсемядольного колена отходит стержневой быстро разветвляющийся корень. Как видно из описания, вегетативные органы капусты морфологически хорошо отличаются от таковых редьки; подобие розетки образуется у нее перед образованием кочна. Как и редька, капуста — двулетнее растение, цветущее, как правило, на второй год.

Морфология *Raphanobrassica* весьма оригинальна и, по данным Карпеченко, — промежуточная. По форме листья редечные, но с меньшей степенью рассеченности, с мощной верхушечной лировидной частью. Опушенность листа на ранних стадиях промежуточная, на более поздних волоски исчезают и остаются только на краях листа. В то же время лист с нижней стороны покрыт восковым налетом, который с возрастом становится более интенсивным. Толщина листа часто больше капустной и во всяком случае не меньше. Черешки листа мощные, листья собраны в розетку. Под розеткой весьма короткий стебель, быстро переходящий в стержневой корень. Корнеплод не образуется. Как и оба родителя, *Raphanobrassica* — двулетнее растение. По общему габитусу амфидиплоид значительно мощнее обоих родителей.

В настоящей работе сообщаются результаты сравнительно-анатомического исследования органов вегетативных, цветка, плода и семени *Raphanobrassica* и его исходных родительских форм.

**Методика.** Материал фиксировался денатурированным спиртом; часть исследования проведена на свежем материале. Так как методики, одинаковой для изучения всех органов, не было, то она проводится каждый раз перед описанием данных исследования по разделам листа, стебля, плода и т. п.

## I. Вегетативные органы

**Листья.** Изучение листа приводилось на двух стадиях: стадия первого листа (двадцатидневное растение) и стадия девятого листа (двумесечное растение), где был взят третий лист. Для исследования бралась средняя часть листа (у редьки и амфидиплоида середина верхней лировидной части листа) на среднем расстоянии от главной жилки к краю. В этой части листа изучался эпидермис листа как с поверхности, так и на поперечном разрезе, а также производилось измерение длины устьиц. Полученный цифровой материал является средним из 30 промеров. Для количественной характеристики листа производился подсчет клеток эпидермиса листа и черешка на поперечных разрезах в центре поля зрения микроскопа, а также подсчет клеток паренхимы черешка в поле зрения микроскопа. Подсчетов было в каждом случае также по 30.

Изучение листьев на первой стадии (первый лист) как с поверхности, так и на поперечном разрезе, как и предполагалось, не обнаружило существенных отличий ни по строению ни по толщине. Молодые листья всех 3 исследуемых форм имеют слабо выраженную дифференциацию структур.

Несколько крупнее клетки эпидермиса листа *Raphanobrassica* по сравнению с клетками эпидермиса листа капусты, но разница по сравнению с редькой незначительная.

Гораздо более интересные данные получены на двухмесячных растениях с вполне развитыми листьями, на которых проводились и количественные измерения. Изучение эпидермиса с поверхности показало, что величина клеток, и в особенности величина устьиц, у *Raphanobrassica* значительно крупнее обеих родительских форм. Это видно также по данным длины устьиц. Средняя длина устьиц дает такие величины в микронах:

капуста . . . . .	21,925	в отношении: 1:1,3:1,7
редька . . . . .	28,375	
амфидиплоид . . . . .	39,175	

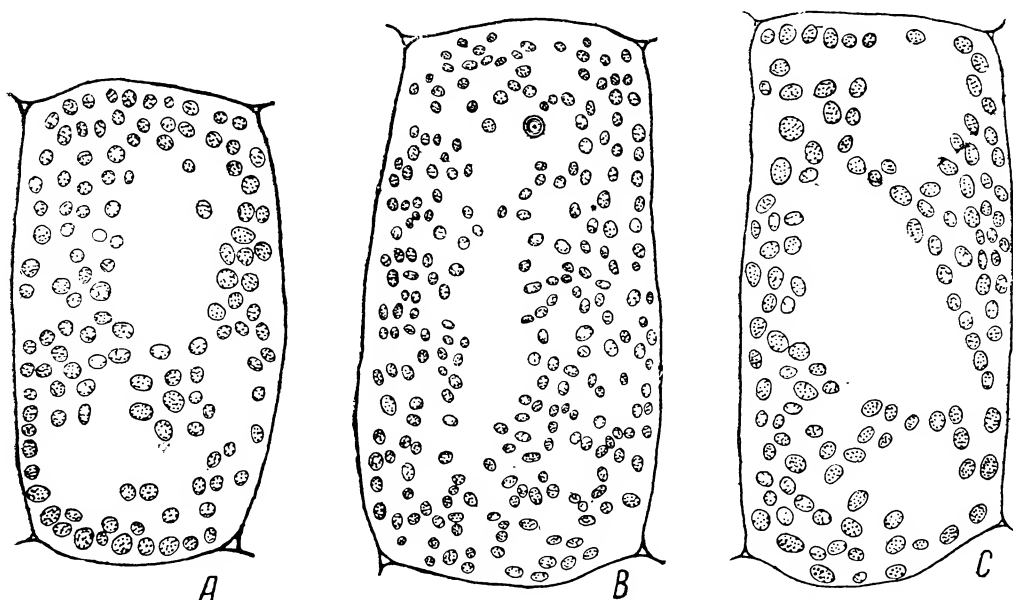


Рис. 1. Хлорофилловые зерна; А — редьки, В — *Raphanobrassica* и С — капусты.<sup>1</sup>

Анатомическое изучение волосков показало, что и у редьки и у *Raphanobrassica* они одноклеточные, но сильно отличаются по размеру—волоски амфидиплоида значительно крупнее редечных. На поперечных разрезах листа все три формы как по структуре, так и по соотношению тканей мезофилла, одинаковы. Лист состоит из однослойного эпидермиса с кутикулой, палисадной трехслойной ткани, слоя более плотных собирательных клеток и губчатой ткани. Отношение между высотой губчатой и палисадной тканей примерно как 1:1.

В строении черешка листьев не было найдено никаких различий. Как число пучков, так и строение их одинаковое. Число пучков у основания черешка двухмесячных растений от 10 до 16, пучки открытые, коллатеральные. Морфологически заметно, что черешки листа амфидиплоида мощные, крупные, что определяется размером клеток. \*Подсчет числа клеток паренхимы черешка в поле зрения микроскопа показывает несколько большую величину клеток амфидиплоида. Средние 30 подсчетов таковы:

<i>Raphanobrassica</i> . . . . .	18,7	В отношении: 1:1,2:1,5
Капуста . . . . .	19,3	
Редька . . . . .	29,4	

<sup>1</sup> Все рисунки выполнены при различных, но в каждом, сравнимом случае одинаковых увеличениях микроскопа Reichert и рисовального аппарата Abbé.

На поперечных разрезах листа изучалась также величина хлорофилловых зерен. Исследование проводилось на свежем материале в одно и то же время суток. Бралась сравнимые листья и участки листа, которые зажимались в сердцевину бузины и резались на микротоме. Изучение хлорофилловых зерен и зарисовка их были сделаны во втором ряду клеток палисадной ткани.

Признавая методику весьма несовершенной, автор все же приводит полученные данные, не считая их окончательными. Полученные результаты подтверждают данные Веттштейна и Костова о том, что полиплоидные формы имеют несколько меньшую величину пластид. Количественная обработка не проводилась, так как слишком очевидны были уменьшенные раз-

меры хлорофилловых зерен у *Raphanobrassica* по сравнению с размерами пластид у редьки и капусты. Кроме того, одинаковые результаты получены были в течение двух вегетационных периодов (1934 и 1935), и всегда величина хлорофилловых зерен у *Raphanobrassica* была меньше, а число их в клетке больше по сравнению с величиной и числом пластид у обеих родительских форм (рис. 1).

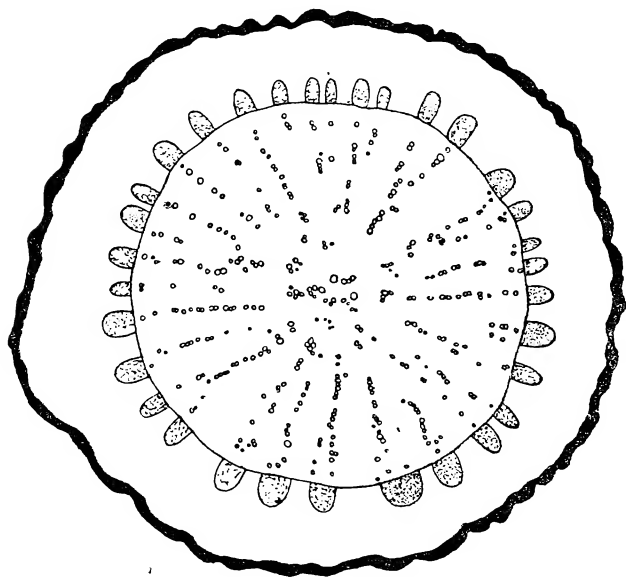


Рис. 2. Схема строения корнеплода редьки.

Стебель, гипокотиль и корень

Наиболее интересны и эффективны данные по стеблю и тех подрозеточных образований, которые соответствуют этому понятию, т. е. гипокотиль у редьки и амфидиплоида. Изучение велось в течение

всего развития растений, начиная с только что проросших растений, имеющих корешок и семядольки, до двухмесячных вполне зрелых растений.

Пятидневные проростки на поперечных разрезах, от семядолек до кончика корня, имеют одинаковое строение. Первичное строение корешка у всех 3 изучаемых форм ничем не отличается. Корешок состоит из однослойного слегка вытянутого эпидермиса, хорошо развитой коры, состоящей из нежных паренхимных клеток. В центре корешка расположена несколько более плотная блестящая ткань протофлоэмы и протоксилемы. Число сосудов протоксилемы — от 10 до 15.

Изучение пятнадцатидневных растений, которые росли в грунте 10 дней, опять не дало никаких различий. Следует отметить, что морфологически проростки редьки, капусты и *Raphanobrassica* совершенно одинаковы. Анатомическое строение от семядолей до кончика корня как по заложению и структуре центрального цилиндра, так и по строению коры, также одинаково. Изучение этой стадии наглядно показывает, что ранние стадии развития исследуемых форм протекают совершенно одинаково.

Двадцатипятидневные растения по внешнему виду резко не отличаются, но уже редька и *Raphanobrassica* имеют несколько укороченную подсемядольную часть, хотя розетка у них еще не образуется. Последовательные поперечные разрезы от узла до корня дали одинаковые картины строения, и на них останавливаться излишне. Характерно, что здесь уже начинают выявляться причины, вызывающие укорачивание подсемядольной части у

обладающих розеткой редьки и *Raphanobrassica*, т. е. начинает дифференцироваться различие геномов всех трех форм. При этом на развитие амфидиплоида начинают, очевидно, действовать факторы капустного генома, обуславливающие более слабое развитие гипокотыля.

На тридцать пятый день обнаруживаются явно-видимые морфологические изменения: редька и *Raphanobrassica* образуют розетки, причем у редьки сильно утолщена подрозеточная часть — образовался корнеплод. Растения на этой стадии как внешне, так и анатомически сходны с двухмесячными растениями. Поэтому основное изучение стебля, подрозеточных образований (гипокотилей) и корня изучалось на этой стадии (девятого листа) у растений с вполне сформировавшимся вторичным ростом.

**Редька а.** Обычно подрозеточную часть редьки часто называют корнеплодом. Изучая анатомию корнеплода свеклы, *Beta vulgaris*, Александров (1930) приходит к заключению, что корнеплод есть своеобразно видоизмененный орган, верхний конец которого (гипокотиль) в периферии имеет типично стеблевое строение и в центре — корневое. Постепенно стеблевая структура исчезает, и корнеплод приобретает корневое строение в том месте, где начинают отходить сильные боковые корешки. Изучая анатомию корнеплода редьки, автор настоящего исследования приходит к подобным же выводам, хотя анатомически структура корнеплодов редьки и свеклы различна. „Стеблевая“ структура корнеплода редьки видоизменяется очень медленно и только на совсем тонких местах приобретает структуру корня. Разобраться в анатомическом строении розетки редьки весьма трудно, так как, вследствие близкого прикрепления черешков листа друг к другу, листовые следы дают чрезвычайно запутанную картину. Ниже розетки идет наиболее широкое место гипокотыля, имеющее сильно видоизмененную стеблевую структуру. В отличие от типичного стебля, этот орган состоит исключительно из паренхимных клеток, в которых разбросаны одиночные элементы ксилемы, а на периферии к ним — прилегающие участки флоэмы. Вот этот комплекс и представляет собой как бы остатки системы центрального цилиндра стебля. Сердцевина состоит из несколько удлиненных клеток, с разбросанными в них участками ксилемы, что делает ксилемную ткань сходной с сосудисто-волокнистым пучком корня. Поверхность корнеплода окружают многослойные пробковые клетки бурого цвета. В периферических слоях паренхимы

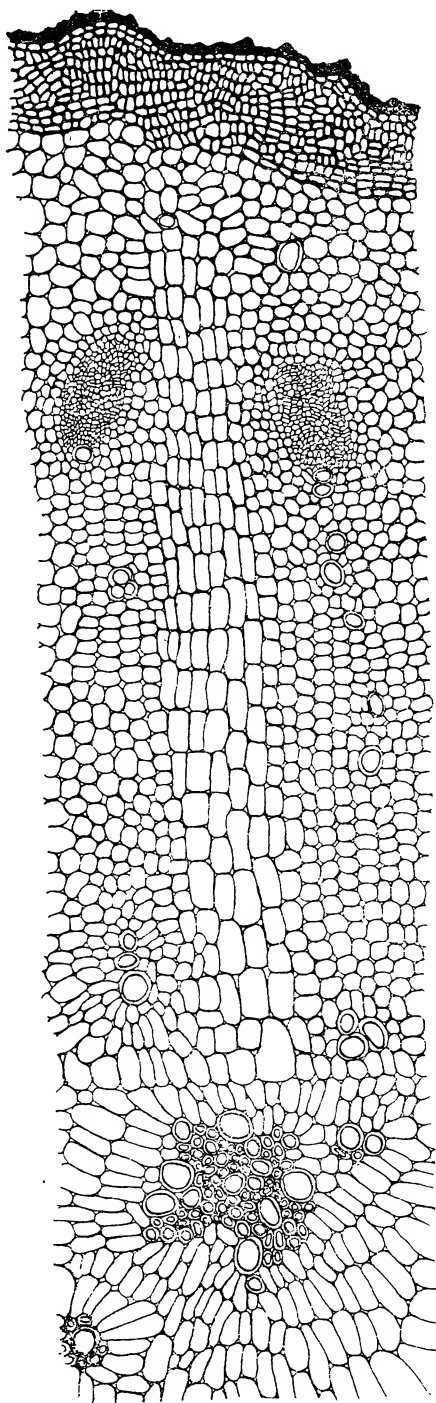


Рис. 3. Деталь строения корнеплода редьки.

(коры) встречаются слабо одревесневшие механические элементы в виде склереидных, как показала мацерация, довольно коротких клеток. Волокнистый твердый луб совершенно отсутствует. Паренхимные клетки не везде одинаковы: в коре и в местах, где имеются сосуды, они мельче и круглее. Между группами сосудов расположены слегка удлинённые клетки, как бы образующие сердцевинные лучи (см. схему корнеплода на рис. 2 и деталь, рис. 3). Такое строение характерно до самого начала собственно корневой структуры. В корне изменяется только сердцевина,

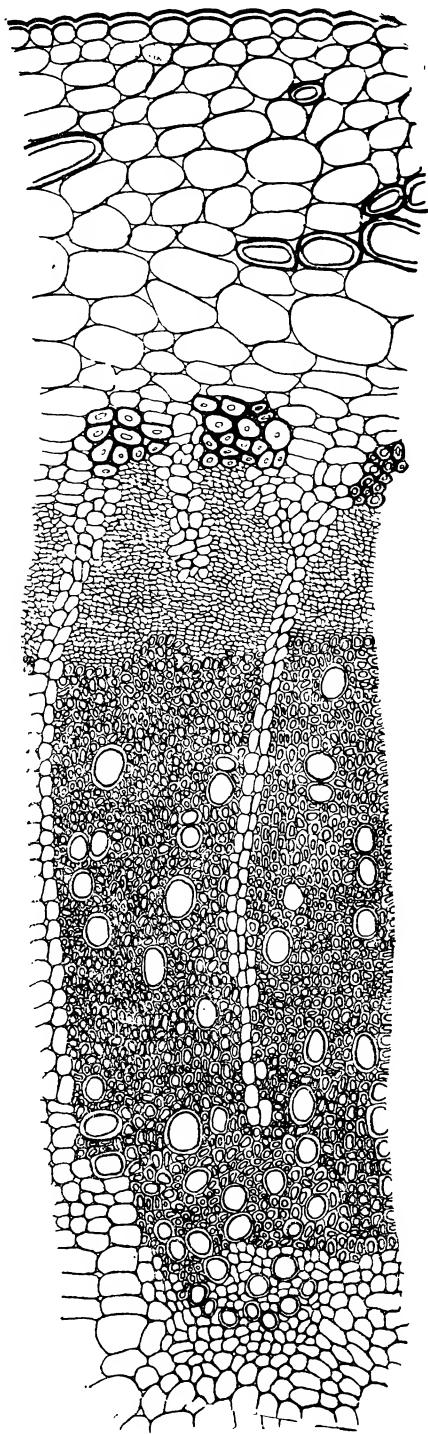


Рис. 5. Деталь строения стебля капусты.

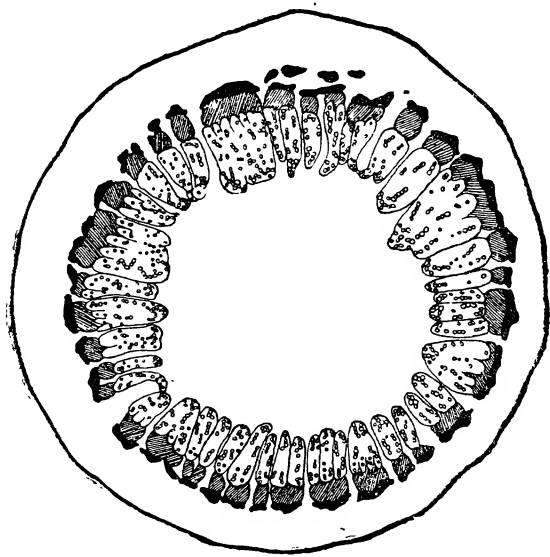


Рис. 4. Схема строения стебля капусты.

в которой увеличивается число пучков и их расположение, свойственное строению корня. Постепенно центрально расположенные пучки разрастаются, и начинается корень, состоящий из коры и центрального пучка раздвоенного (диархного) типа. В корне склереидного типа клеток больше, чем в гипокотиле, но твердый луб тоже отсутствует.

Как видно из полученных результатов, анатомические данные целиком подтверждают выдвинутое выше положение, что подрозеточное образование редьки — не просто утолщенный корнеплод, а орган, имеющий особую, специфическую для розеточных растений структуру.

Капуста. Стебель капусты покрыт однослойным эпидермисом, облегающим довольно сильно развитую кору, за которой следует центральный цилиндр проводящей системы и сердцевина. Паренхимные клетки коры стебля капусты значительно крупнее редечных, в них встречаются в боль-



шом количестве склереидные клетки. Мацерация показала, что эти склереидные клетки довольно толстостенны и значительно короче типичных элементов твердого луба. Система центрального цилиндра состоит из слившихся массивов ксилемы, разделенных сердцевинными лучами, состоящими из 1—2 рядов паренхимных клеток. К массивам ксилемы прилегают участки флоэмы, заканчивающиеся твердым лубом, расположенным вокруг центральной части отдельными массивами. К сердцевине, состоящей из тонкостенной паренхимы, отеснены остатки протоксилемы (рис. 4 и 5). В подсемядольном колене цилиндр сосудисто-волокнистых пучков сильно разрастается, оставляя сердцевине очень маленькое место. Кора тоже уменьшается, сильно увеличиваются механические элементы. Твердый луб окружает цилиндр двумя рядами массивов.

С постепенным появлением сосудов в центре наблюдается типично корневое строение в том месте, где гипокотиль переходит в корень. Строение корня капусты мало отличается от редечного. Расположение центрального пучка и его форма тоже диархная, но здесь пучки окружены крупными участками твердого луба, в то время как корни редьки имеют только склереидные клетки. Только в корешках с первичным строением механические элементы у капусты совсем исчезают.

Разобраться в анатомическом строении места, где собраны листья амфидиплоида (розетка), не удалось по тем же причинам, что и у редьки: и здесь черешки прикреплены близко друг к другу, отчего листовые следы дают неясную картину. Под местом непосредственного прикрепления розетки идет очень короткая часть, соответствующая стеблю. По анатомическому строению этот подрозеточный участок близок к структуре стебля капусты, но с весьма своеобразными отклонениями, вызванными скрещиванием не только внешне, но и структурно резко несходных родов. На фоне структур материнского редечного растения, для которого характерна сильная степень паренхиматизации, проявляется целый ряд отцовских капустных структур. Наружные зоны коры амфидиплоида состоят из 2—3 рядов опробковевших клеток, величина которых больше редечных. В коре встречаются склереидные клетки такого же типа, как у капусты. Величина паренхимных клеток коры примерно такая же, как у капусты, и крупнее, чем у редьки.

Центральный цилиндр выражен достаточно ясно, но менее сильно, чем у капусты. Массивы ксилемы и флоэмы не только разделены многорядными сердцевинными лучами, но и просто паренхимной тканью, образующей различные „островки“, захождение и т. п. К флоэме прилегает твердый луб, окружающий цилиндр отдельными участками (см. схему 6 и рис. 7). Основная часть подрозеточного образования *Raphanobrassica* имеет строение, подобное гипокотилу капусты. Здесь также мощно развивается цилиндр сосудисто-волокнистых элементов, который вытесняет сердцевину, но, в отличие от капусты, цилиндр значительно паренхиматизирован. Механические элементы сильно развиты, окружают цилиндр 3 рядами твердого луба (резать это место бритвой очень трудно, — слишком сильное одревеснение). Несколько ближе к корню в сердцевине появляются сосуды корневого типа. Центральный участок сосудисто-волокнистой системы сильно „разъедается“ парен-

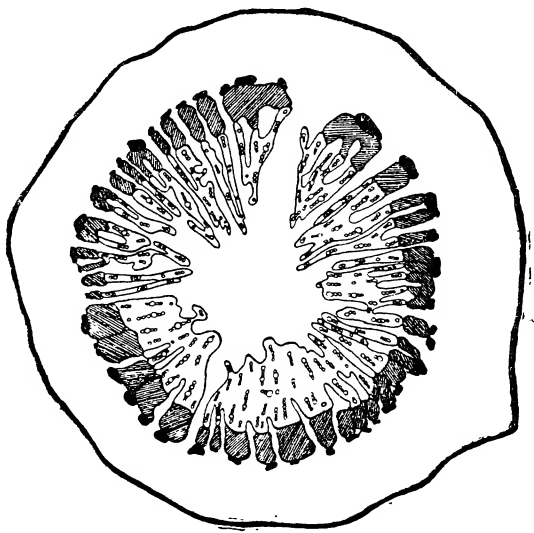


Рис. 6. Схема подрозеточного листа *Raphanobrassica* соответствующего стебля.

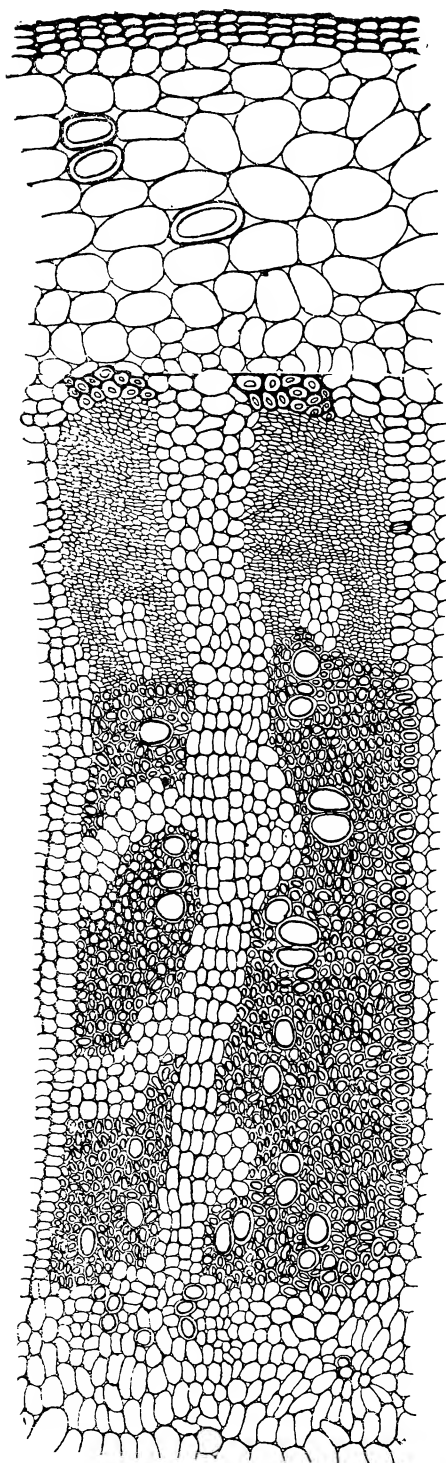


Рис. 7. Деталь строения стеблевой части *Raphanobrassica*.

химными клетками, которые часто тянутся сплошным кольцом и разделяют элементы ксилемы, образуя структурную деградацию тканей и элементов проводящего аппарата.

Корень амфидиплоида имеет несколько меньше выраженную диархность по сравнению с редькой и капустой вследствие большей рассеченности пучка. В коре много участков твердого луба. Последние исчезают в корешках с первичным строением.

Структура подрозеточной части редьки претерпела, повидимому, сильное изменение начиная от предков, имеющих нормально развитой стебель, с развитым цилиндром сосудисто-волокнистых элементов, до мощного паренхиматизированного корнеплода. Изучение редьки в онтогенезе подтверждает это положение, да и настоящее строение корнеплода сохраняет остатки цилиндра в виде довольно правильно расположенных одиночных сосудов, заканчивающихся участками флоэмы. Искусственный отбор очевидно еще больше способствовал деградации структур редечного растения в сторону большей паренхиматизации ее.

На редечной основе у *Raphanobrassica* доминируют почти все элементы структур капусты, как-то: образование сосудисто-волокнистого цилиндра, присутствие механических элементов в гипокотиле и корне и др. От редьки сохраняется несколько большая степень паренхиматизации и присутствие опробковелых клеток в коре, причем все это имеет промежуточный характер. *Raphanobrassica* по структурам ближе к капусте, чем к редьке.

Крахмал. Небезинтересны также полученные данные о форме крахмальных зерен и их распределении в тканях вегетативных органов у исследуемых растений.

Методика, применяемая для изучения крахмала, крайне несовершенна, и полученные данные поэтому относительны. Материал, зафиксированный в денатурированном спирте, резался в сердцевине бузины микротомом, и срезы изучались непосредственно под микроскопом. Количество крахмала определялось на-глаз. Поэтому данные эти имеют несколько субъективный характер. Величина и структура крахмальных зерен рассматривались при одинаковых увеличениях микроскопа и зарисовывались с помощью аппарата

Abbé. Как и следовало ожидать, редька имеет наибольшее содержание крахмала. Самое большое количество крахмала находится в сильно укороченной части стебля, хотя крахмал встречается и в черешках листа. Сердцевина

этого участка настолько забита крахмалом, что без просветления диафенолом или жавелевой водой нельзя разглядеть ее структуру. При действии на срезы J—JK они превращаются в сплошной черный массив. Самая широкая часть корнеплода содержит несколько меньшее количество крахмала, чем область розетки. Паренхима коры содержит больше крахмала, чем сердцевинные лучи и клетки сердцевинной части корнеплода. Вообще, крахмала в этой в практическом отношении важной части корнеплода значительное количество, особенно в клетках коры. В месте, где начинается более узкая часть корнеплода, количество крахмала уменьшается, особенно в центральной части, где начинают закладываться элементы пучка корня. В корне крахмал встречается в коре и сердцевинных лучах и исчезает только в молодых корешках с первичным строением. По сравнению с редькой крахмала у капусты гораздо меньше. В черешках листа капусты крахмал присутствует в небольшом количестве, несколько больше в узлах стебля и в стебле. Крахмал в стебле капусты находится в коре, сердцевинных лучах и в сердцевине, больше всего крахмал откладывается около ситовидных трубок. В гипокот-

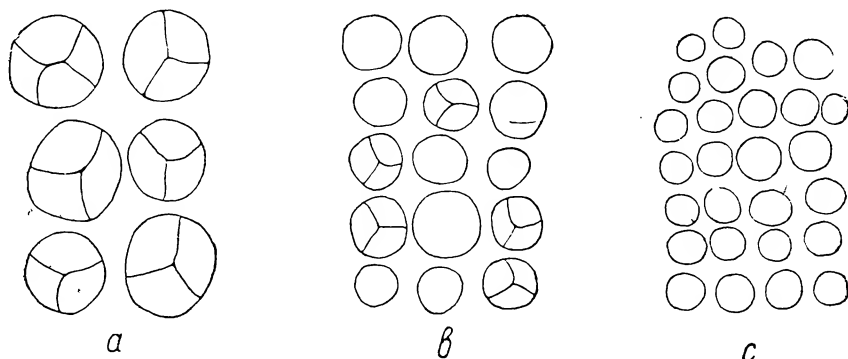


Рис. 8. Форма и величина крахмальных зерен, а — редьки, б — *Raphanobrassica* и с — капусты.

тиле с уменьшением коры уменьшается и содержание крахмала. Корень тоже содержит крахмал, но в меньшем количестве, чем у редьки; крахмал в мелких корешках исчезает.

У амфидиплоида содержание крахмала меньше, чем у редьки, и больше, чем у капусты. Участок оси, к которому непосредственно прикреплены листья, содержит много крахмала, место, соответствующее остальным участкам стебля (очень короткое), тоже содержит много крахмала, который распределяется в коре, лучах, сердцевине, „островках“ и в других тканях паренхимного типа. Как уже отмечалось, основная подрозеточная часть *Raphanobrassica* состоит из сильно одревесневшего гипокотилия, в котором крахмала совсем немного. В корне крахмал распределяется так же, как у обоих родителей, и исчезает в корешках.

Форма крахмальных зерен и величина их изучались в стебле капусты и сравнимых морфологически стеблевидных местах редьки и *Raphanobrassica*. Крахмальные зерна редьки (рис. 8а) крупные, круглые, большей частью тройчатые; у капусты крахмальные зерна значительно мельче (рис. 8с), чем у редьки, и, наряду с шарообразными, много зерен слегка сплюснутых и, что характерно, — все зерна простые. У *Raphanobrassica* состав крахмальных зерен носит промежуточный характер. Наряду с шарообразными тройчатыми, как у редьки, встречаются крупные шарообразные, но простые и более мелкие сплюснутые, чем у капусты. Но в общем у *Raphanobrassica* зерна мельче, чем у редьки, и крупнее, чем у капусты (рис. 8б).

В первый год вегетации *Raphanobrassica* образует мощную вегетативную массу, листья его сочные, не жесткие и богаты крахмалом. Принимая во внимание все это, можно было бы использовать амфидиплоид как ценный зеленый корм и, пожалуй, как объект, годный для силосования.

## II. Органы цветка, плод и семя

Как уже отмечалось, исследуемые формы растений являются двухлетними растениями, и все изучение вегетативных органов проводилось на растениях первого года вегетации. Материал для изучения строения воспроизводящих органов был получен из лаборатории общей генетики Всесоюзного института растениеводства (ВИР) проф. Г. Д. Карпеченко. Цветок изучался в период

полного раскрытия, с зрелыми тычинками, плоды и семена—в зрелом (сухом) виде.

Цветок. Хотя Г. Д. Карпеченко описывал анатомию цветка как *Raphanobrassica*, так и исходных форм, однако автором, для полноты настоящего исследования, сделано повторное изучение анатомии цветка. Известно, что цветок редьки—белый, с сероватого цвета жилками, с извилистыми, довольно крупными клетками эпидермиса лепестков. Цветок изучаемой капусты мельче, желтого цвета, с прямыми клетками эпидермиса лепестков. Как по окраске, так и по форме эпидермиса лепестков цветок *Raphanobrassica*—редечного типа. Изучая анатомию цветка, Карпеченко устанавливает большую величину клеток всех частей цветка *Raphanobrassica* по сравнению с родителями. Полученные мной результаты подтверждают эти данные.

Примерно такие же различия установлены для величины клеток эпидермиса чашелистиков, цветоножки, тычиночных нитей и пестиков, приводить рисунки которых не имеет смысла, ибо почти все они даны в работе Г. Д. Карпеченко (1927). Следовательно можно заключить, что удвоение набора хромосом увеличивает размер клеток всех частей цветка *Raphanobrassica*.

Плоды. В то время как плод редьки состоит из цельного веретеновидного стручка с хорошо выраженным продольным жилкованием, а плод капусты состоит из тонкого длинного стручка,

раскрывающегося двумя створками и заканчивающегося носиком, плод *Raphanobrassica* морфологически промежуточный, как бы состоящий из „редечной“ верхней части и нижней „капустной“. Морфология плода амфидиплоида достаточно подробно описывалась Карпеченко, и благодаря его работам сейчас плоды *Raphanobrassica* известны всему генетическому миру, а поэтому останавливаться на них в настоящем исследовании излишне. В связи с этим изучить структуру плода *Raphanobrassica* анатомически было чрезвычайно интересно.

Методика исследования была весьма простой, плоды в зрелом виде, сухие или предварительно размягченные в равной смеси спирта и глицерина, резались от руки бритвой, и срезы рассматривались в воде.

Плод редьки анатомически имеет довольно простое строение: перикарпий состоит из слегка удлинненных клеток эпидермиса, сильно разросшейся

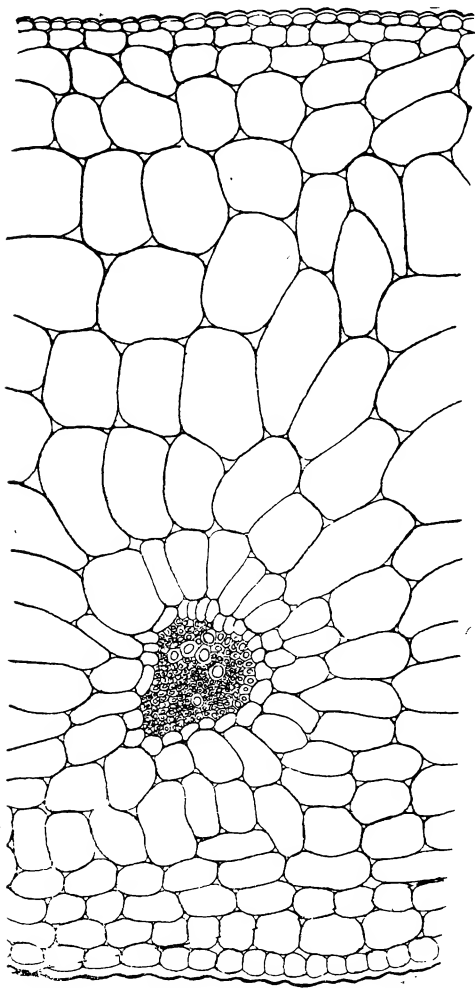


Рис. 9. Строение перикарпия редьки.

ткани паренхимного типа — мезокарпия, в котором разбросаны пучки, состоящие из облитерированных элементов флоэмы и ксилемы. Внутренний эпидермис, прилегающий к плодолистикам, состоит из тонкостенных неодревесневших клеток (рис. 9).

Изучая плод редьки на ранних стадиях развития, можно заметить, что в нижней части он имеет расчлененность, исчезающую у зрелого плода. Выяснить природу нижней части плода редьки в этом исследовании не удалось; вопрос остается открытым, является ли эта часть редуцированной двусторчатой частью, как предполагает Карпеченко, или это разросшееся плодоложе.

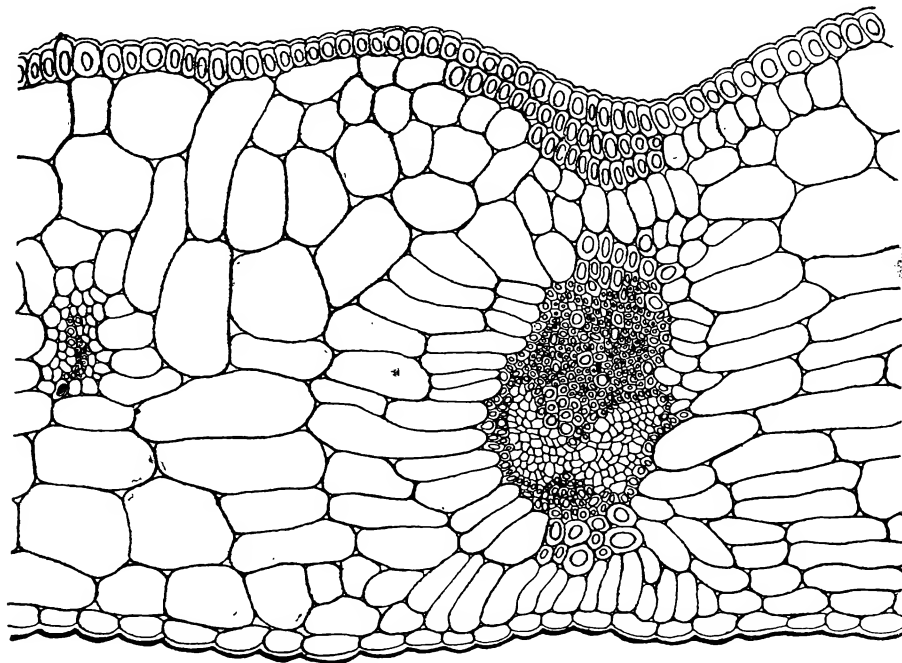


Рис. 10. Строение перикарпия капусты.

Вопрос этот непосредственно к теме данного исследования не относится, однако выяснение его представляет большой интерес для филогении рода *Raphanus*. Строение перикарпия капусты отличается от редечного величиной клеток мезокарпия и одревеснением внутреннего эпидермиса. Мезокарпий, как хорошо видно на рис. 10, имеет клетки значительно большей величины, хотя сам мезокарпий тонкий, не разросшийся.

Перикарпий *Raphanobrassica* и в верхней „редечной“ части и в нижней „капустной“ почти одинаковый, сильно разросшийся. Мезокарпий состоит из очень крупных клеток, среди которых разбросаны пучки проводящей системы. Внутренний эпидермис, как и у капусты, одревесневший. Вообще все строение перикарпия амфидиплоида капустного типа, но вследствие удвоенного набора хромосом более мощно развито. На рис. 11 видны исключительно крупные клетки мезокарпия *Raphanobrassica*, по сравнению с обоими родителями.

Назвать плод *Raphanobrassica* в анатомическом отношении промежуточным было бы не совсем верно. При внимательном рассмотрении распределения семян в верхней „редечной“ части обнаруживается некоторая разница. Плодолистики имеют несколько иное расположение, сами они толще, мощнее, чем у редьки, как бы имеют тенденцию к образованию перегородки. Нижняя „капустная“ часть тоже не совсем типичная, более разросшаяся по сравнению с тонким перикарпием капусты.

На примере исследования анатомии плода *Raphanobrassica* выясняется, что часто недостаточно изучать только внешнюю морфологию и что анатомический метод может оказать значительную услугу для более правильного распознавания природы того или иного признака. *Raphanobrassica* имеет новую качественно отличную форму плода, а не просто

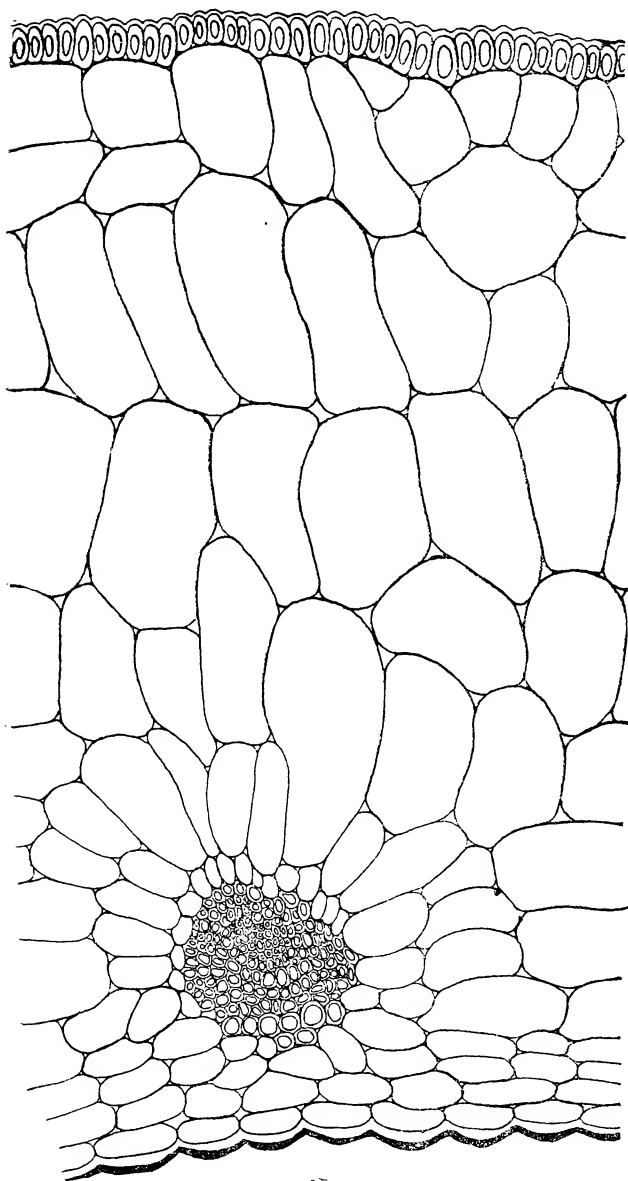


Рис. 11. Строение перикарпия *Raphanobrassica*.

сумму двух родительских признаков в промежуточном проявлении. По анатомическим структурам плод *Raphanobrassica* ближе к плоду капусты.

Семя. Изучение формы плода, строение семени, его покровов в семействе *Cruciferae* используется как для систематических, так и для практических, главным образом семеноводческих целей. Поэтому литература по строению семян, их покровов и морфологии довольно многочисленна. Так, А. А. Алявдина (1930) изучает строение кожуры и расположение зародыша для систематических целей, Жадовский (1934) для использования семян в пищевой промышленности; кроме указанных авторов, много других исследователей работает в этом направлении. Нельзя не отметить, что в некоторых работах бросается в глаза небрежное отношение к методике анатомического исследования, подчас не совсем грамотное объяснение анатомических картин.

Так, Муравьева (1928), изучая анатомию и морфологию семян *Brassica* и *Sinapis*, не совсем верно изображает ткани кожуры на рисунках и неправильно объясняет их. О строении кожуры семян капусты она пишет на стр. 134: „Палисад-

ный слой состоит из нешироких, в виде столбиков, клеток, закругленных наверху, которые образуют широкие просветы“. Повидимому речь идет о слое склерейдного типа клеток, не с „широкими просветами“, а с утолщенными оболочками.

Чирх и Эстерле (Tschirch u. Oesterle, 1900) дают прекрасные рисунки, но в погоне за красотой часто их схематизируют, отчего теряется точность рисунка.

Автору настоящего исследования пришлось изучить не только анатомию семени *Raphanobrassica*, но и *Brassica oleracea* и *Raphanus sativus*, так как

на основании вышеизложенных причин воспользоваться данными других исследователей трудно. Да и вообще строение кожуры семени признано сильно варьирующим не только в пределах разновидностей, но даже у разных индивидов одной и той же разновидности.

Морфологически исследуемые формы растений имеют различные семена. У редьки семена самые крупные, длинновато-квадратной формы, со светло-желтой кожурой. Семена капусты круглые, почти черные, мелкие. Семена *Raphanobrassica* круглые, по окраске почти капустные, темнокоричневые, по размерам промежуточные. Методика исследования семян была несложная: семена выдерживались сутки в смеси равных объемов спирта и глицерина в термостате и резались от руки. Изучение деталей строения самой семенной кожуры проводилось на сухих семенах. Для этой цели срезы производились в сердцевине бузины и заключались в каплю глицерина.

Поперечные разрезы семян всех исследуемых форм как по строению, так и по расположению зародыша не различаются. Расположение семядолей и корешка, являющееся по данным Алядиной и других исследователей систематическим признаком, тоже одинаковое. Семядольки расположены одна под другой, корешок лежит сбоку и прилегает к семенной кожуре (рис. 12). Величина клеток семядолей и корешка заметно не отличается у редьки и амфидиплоида и чуть мельче у капусты. Строение корешка простое и напоминает строение корешка, описанное у пятидневных проростков, нет только протоксилемы. Семядоли состоят из питательной, неясно дифференцированной ткани, хотя намеки на разделение тканей видны.

По структурам покровов семени обнаружены довольно существенные различия у изучаемых форм.

Семенная кожа редьки наиболее редуцирована; она состоит из большей частью однослойного эпидермиса, под которым иногда встречаются тонкостенные клетки. Под этим слоем расположен ряд бокальчатых, склерейдного типа, клеток с утолщенными оболочками, ниже которого идет слой бурых облитерированных клеток и алейроновый слой. Эндосперм совсем редуцирован. Благодаря тонкости кожуры семя редьки быстро прорастает и хорошо режется.

Кожа семени капусты почти черного цвета, более плотная при резке, чем редечного семени, по сопротивлению бритве, но прорастает семя хорошо, в особенности в темноте. Состоит кожа из слоя удлиненных эпидермальных клеток, слоя склерейдного типа клеток, питательного слоя бурого цвета с хорошо сохранившейся структурой и алейронового слоя. Строение кожуры семени *Raphanobrassica* капустного типа, но величина клеток всех элементов кожуры у амфидиплоида значительно больше, что создает мощную, толстую кожуру. Семена *Raphanobrassica* довольно трудно прорастают на свету,

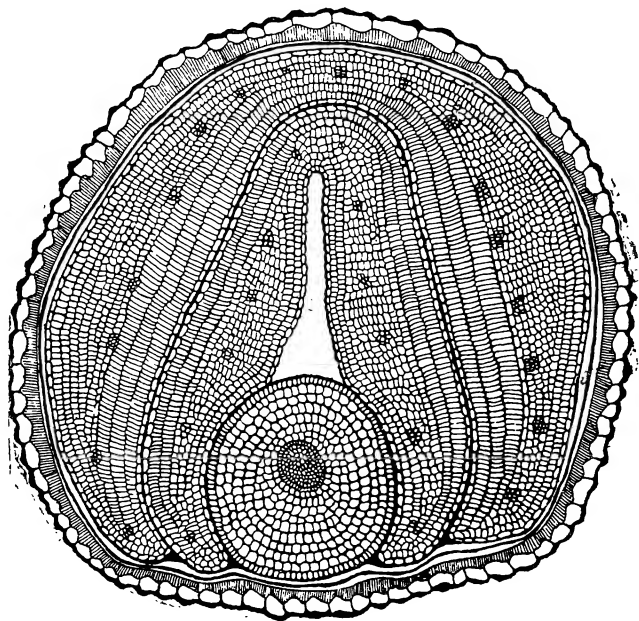


Рис. 12. Полусхематический рисунок строения семени капусты на поперечном разрезе. Подобное строение имеет семя редьки и *Raphanobrassica*, отличаясь по размерам.



в темноте же несколько быстрее. На мощность строения кожуры *Raphanobrassica* удвоенное число хромосом оказывает сильное влияние. Вообще же семя *Raphanobrassica* как по форме и окраске, так и по строению семенной кожуры ближе к капустному семени.

### Выводы

1. В основных органах амфидиплоида *Raphanobrassica*, как, например, в стебле, корне, плоде, семени, доминирует тип структуры, свойственный капусте. Элементы структуры некоторых других органов имеют промежуточный характер; таковы лист, слой опробковевших клеток гипокотила, крахмал и др. Наконец очень редко доминируют структуры редьки, куда можно отнести характер клеток эпидермиса лепестков.

2. Удвоение числа хромосом амфидиплоида в некоторых случаях приводит к сильному увеличению размеров клеток, например в эпидермисе листа, волосках, в тканях плода, семенной коже и т. д. Однако удвоение хромосомального комплекса не всегда влечет за собой увеличение анатомических элементов (клетки коры, крахмальные зерна и пр.), а даже, наоборот, приводит к уменьшению некоторых структурных элементов клетки (хлорофилловые зерна). Таким образом увеличение числа хромосом сказывается не на всех структурах в одинаковой степени.

3. Скрещивание отдаленных геномов вызывает своеобразное комбинирование анатомических структур органов *Raphanobrassica*, причем на некоторых из них заметны дисгармонии структурного порядка, например расположение проводящей системы подрозеточной части. Резких же ненормальностей в развитии исследуемого амфидиплоида не наблюдалось.

4. Амфидиплоид *Raphanobrassica* является новой формой, со своеобразным, присущим ему строением ряда органов, и предложение Г. Д. Карпеченко о выделении его в особый вид или род семейства *Cruciferae* находит некоторое обоснование также и в анатомических данных.

Работа выполнена в лаборатории секции анатомии Всесоюзного института растениеводства в Пушкине под руководством проф. В. Г. Александрова и М. С. Яковлева, которым приношу глубокую благодарность за все советы и указания в работе.

За предоставление материала и указание темы приношу благодарность Г. Д. Карпеченко.

### Литература

- Александров В. Г. Анатомия растений. 1933. — Александров В. Г. К вопросу о выяснении морфологической сущности корня свеклы (*Beta vulgaris*). Работа степной станции Государственного института опытной агрономии. — Алявдина А. А. Значение анатомии семян и плодов для систематики семейства *Cruciferae*. Журнал Русского ботанического общества, т. XVI, 1931. — Бородин. Курс анатомии растений. 1910. — Winkler. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot., 8 1916. — Wettstein. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. Zeitschr. f. induktive Abstammungs. Lehre. 1924. — Gates. The mutation factor in evolution with particular reference to *Oenothera*. 1915. — Gerassimow J. J. Die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitsch. f. allg. Physiol., 1902. — Heribert-Nilsson. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. 1918. — Жадовский А. Е. Микроскопический анализ пищевых и вкусовых веществ растительного происхождения. 1934. — Заленский. Материалы к количественной анатомии различных листьев одного и того же растения. Известия Киевского политехнического института 1904. — Карпеченко Г. Д. Межродовые гибриды. Научн. агрономический журнал, 5/6, 1924. — Карпеченко Г. Д. Полиплоидные гибриды. Труды прикл. ботан., генет. и сел., т. 17, в. 3, 1927. — Карпеченко Г. Д. Теория отдаленной гибридизации. Сельхозгиз, 1935. — Карпеченко Г. Д. и Шавинская С. А. О половом обособлении тетраплоидных гибридов. Труды Всесоюз. съезда ген., селек. сем. и плем. животн., 2, 1929. — Kostoff a. Kendall. Studies of polyploid plants (tomates). IV. Cytogenetics of tetraploid tomates. Die Gartenbauwissenschaft, 1934. — Муравьева Е. П. — Морфологические и анатомические отличия семян видов *Brassica* и *Sinapis*. Записи семеноводства, т. IV, в. 2, 1928. — Палладин А. А. Анатомия растений. 1926. — Рыбин В. А. Гибриды терна и алычи и проблема происхождения культурной сливы. Тр. по прикл. бот., генет. и селек. Сер. 2. № 10, 1936. — Tschirch u. Oesfelle. Anatomischer Atlas der Pharmakognosis und Nahrungsmittelkurven. 1900.



## M. I. GREBINSKAYA

The anatomy of the amphidiploid *Raphanobrassica* and its parents

## Conclusions

1. In all the main organs of the amphidiploid *Raphanobrassica*, as the stem, root, fruit, seed the type of structure peculiar to the cabbage predominates. The structural elements of some other organs are of an intermediate character: the leaf, the layer of suberized cells of the hypocotyl, the starch etc. Finally in very rare cases the structures of the radish, to which the character of the epidermal cells of the leaflets may be referred, predominate.

2. The doubling of the chromosome number of the amphidiploid results in some cases in a considerably increased size of the cells for instance in the leaf epiderm, the hairs, the tissues of the fruit, the seed coat. The doubling of the chromosome complex is not always followed by an increase in the anatomical elements (the cells of the bark, the starch grains etc.) leading on the contrary to a decrease in some structural elements of the cell (the chlorophyll grains). Thus the increase of the chromosome number does not affect all the structures in the same degree.

3. The crossing of distant genomes causes the anatomical structures of the organs of *Raphanobrassica* to form peculiar combinations, some of the organs exhibiting disharmonies of a structural order, as for instance the arrangement of the conductive system in the part of the plant below the rosette. However no very great anomalies in the development of the amphidiploid under consideration were observed.

4. The amphidiploid *Raphanobrassica* represents a new form with a number of organs possessed of a peculiar structure of its own and G. D. Karpechenko's proposition to class it as a separate species or genus of the *Cruciferae* family receives some additional support also from anatomical data.

Т. Ф. ЩАПОВА

## Донная растительность северо-восточных заливов Каспийского моря Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак

Из лаборатории бентоса ВНИРО.<sup>1</sup> Москва

с 14 рисунками

(Получено 4/II 1937)

Летом 1935 г. Отделом бентоса Всесоюзного научно-исследовательского института Рыбного хозяйства и Океанографии (ВНИРО) была организована экспедиция для всестороннего изучения заливов Комсомолец и Кайдак. Эти заливы, лежащие в северо-восточной части Каспийского моря, представляют особый интерес ввиду их большой изолированности и проистекающей отсюда большой осолоненности. В задачу этой экспедиции входило и изучение фито-бентоса.

Следует отметить, что в литературе по вопросу о фито-бентосе такого рода пересолоненных морских заливов с затрудненным обменом воды с основным водоемом имеется вообще чрезвычайно мало данных. К числу немногочисленных работ, содержащих сведения о фито-бентосе подобных водоемов, принадлежит исследование К. И. Мейера (1) по Сивашу, — водоему наиболее близкому к заливам Комсомолец и Кайдак по своему солевому и температурному режиму.

Исследования К. И. Мейера, проведенные им в Сиваше в 1914 г., дают нам возможность ознакомиться с донной растительностью Сиваша и позволяют провести сравнения с результатами, полученными нашей экспедицией в заливах Кайдаки Комсомолец

Экспедиция Всесоюзного научно-исследовательского института Рыбного хозяйства и Океанографии имела целью наметить в основном гидрологический и гидрохимический режим заливов Комсомолец и Кайдак, выяснить состав и количественное распределение организмов, их населяющих, и произвести обследование грунтов. Для проведения такого комплексного обследования к участию в экспедиции был привлечен ряд работников по различным специальностям, а именно — химики, гидрологи, зоологи, ботаники, ихтиологи, бактериологи и геологи. Руководили экспедицией проф. А. А. Шорыгин и Я. А. Бирштейн. Настоящее сообщение касается работ экспедиции только в ботанической части. Экспедиция располагала тремя моторными судами типа Кавасаки, из которых одно — „Разведчик № 6“ — было предоставлено для ее нужд Промысловой разведкой Всесоюзного научно-исследовательского института, а два других арендованы в Прорвинском Улаге. По рассказам местных рыбаков пролив, соединяющий залив Комсомолец с Каспийским морем, чрезвычайно мелководен: при сгонных ветрах глубины его часто не превышают 0,5 м. Принимая это обстоятельство во внимание, нами заранее было принято решение оставить наиболее громоздкое наше судно „Разведчик № 6“ у входа и производить дальнейшие обследования заливов Кайдак и Комсомолец на двух других, более мелкосидящих судах. Однако, к этой мере прибегнуть не пришлось, так как в момент нашего прохождения через бар воды оказались достаточно, и вся наша флотилия благополучно проникла в Комсомолец.

<sup>1</sup> Всесоюзный научно-исследовательский институт Рыбного хозяйства и Океанографии.

Первой экспедицией в Комсомолец и Кайдак, оставившей после себя научный след, является экспедиция Карелина (2), проведенная им в 1832 г. Настоящей целью поездки было отыскание удобной местности для постройки крепости; однако, как пишет сам автор в своей докладной записке, в заданные экспедиции входило также исследование „произведений нового, вовсе почти неисследованного края и собрание предметов естественной истории“.

Результаты его работы представляют для нас не только историческую ценность, но и большой научный интерес, и дают возможность судить об изменениях, происшедших за истекшие сто лет. По записям его дневника мы можем ознакомиться с общей характеристикой района. Любопытно, в частности, его данные по глубинам Комсомольца и Кайдака. Сопоставление этих данных с современными с несомненностью указывает на происходящее постепенное обмеление этого района. К экспедиционному дневнику Карелина приложена карта, на которой нанесен маршрут экспедиции. Списки животных и растительных организмов, встреченных им во время путешествия, даны Карелиным в виде двух приложений. Из водных цветковых растений для Комсомольца и Кайдака в них указаны два вида: *Ruppia maritima* и *Vallisneria spiralis*, образующие густые заросли у восточного берега. Из водорослей упомянута *Chara* sp., обнаруженная у восточного берега.

После Карелина долгое время этот район не подвергался обследованию, и только в 1932 г. под руководством Киселевича (3) была совершена экскурсия, имевшая целью выяснить некоторые моменты из области ихтиологии. Киселевичу удалось проникнуть только в горло Кайдака до горы Яман-Айракли и произвести, таким образом, обследования только в этой части залива. Благодаря тому что основной задачей экспедиции являлось выяснение вопросов, связанных с рыболовством, водной растительности отведено в отчете Киселевича очень мало места. Не давая родовых и видовых названий растений, Киселевич указывает лишь в общих чертах на нахождение в тех или иных пунктах „зарослей зеленых водорослей и морских растений“. Так же, как и Карелин, он говорит о большом изобилии морской травы, произрастающей у восточного берега, на траверзе горы Яман-Айракли.

Последующими экспедициями, посетившими этот интересный район, являются экспедиции Суворова (4),— в 1933 г. и Академии Наук — в 1934 г. Первая из них не дала никаких сведений о водной растительности Комсомольца и Кайдака; вторая представляет в этом отношении несколько больший интерес.

За время своего пребывания в заливах Комсомолец и Кайдак с 1 по 29 августа экспедицией Академии Наук, проведенной под руководством Православлева (5), было сделано 15 станций. Следует отметить, что результаты экспедиции представлены в виде краткого предварительного отчета, в котором водной флоре отведено сравнительно немного места. Видовых и родовых названий растений, за исключением *Ruppia maritima*, автор этого отчета не приводит совершенно, ограничиваясь одним обозначением семейства или просто называя водоросли нитчатками. Руководящей формой Кайдака является, по данным Православлева, *Ruppia maritima*, из водорослей встречаются *Characeae* и зеленая нитчатка. Последняя доминирует в южной, наиболее осолоненной части залива, где она образует сплошную пелену. В заключение автор намечает, в зависимости от изменения солености воды в Комсомольце и Кайдаке, 3 различных биотопа: Мертвый Култук, Кайдак и юго-западный конец Кайдака, с более или менее характерными для них биоценозами. Этой последней работой исчерпываются все литературные данные по водной растительности Комсомольца и Кайдака.

Экспедиция Всесоюзного научно-исследовательского института проводила свои исследования в обоих заливах с 29 июня по 10 июля 1935 г. Успех работы подобных экспедиций зависит, по-моему, прежде всего от двух причин — от мотора и от погоды. На этот раз, и с той и с другой стороны, все

обстояло благополучно. Моторы наших судов портились не чаще, чем раз в три дня, да и то не сразу на всех трех судах, а по-очереди, так что мы могли подтаскивать друг друга на буксире, не задерживая работу. Погода стояла прекрасная: легкие западные ветра благоприятствовали нашему плаванию в отношении нагона воды.

За время нашего пребывания в Комсомольце и Кайдаке нам удалось сделать 46 станций (рис. 1). Кроме того, на шлюпке, для определения границы распространения зарослей у самых берегов, был сделан ряд поперечных разрезов к берегам: пять разрезов к восточному берегу на станциях 15, 21, 22, 25, и 27 и шесть разрезов к западному на станциях 17, 18, 19, 30, 31 и 32.

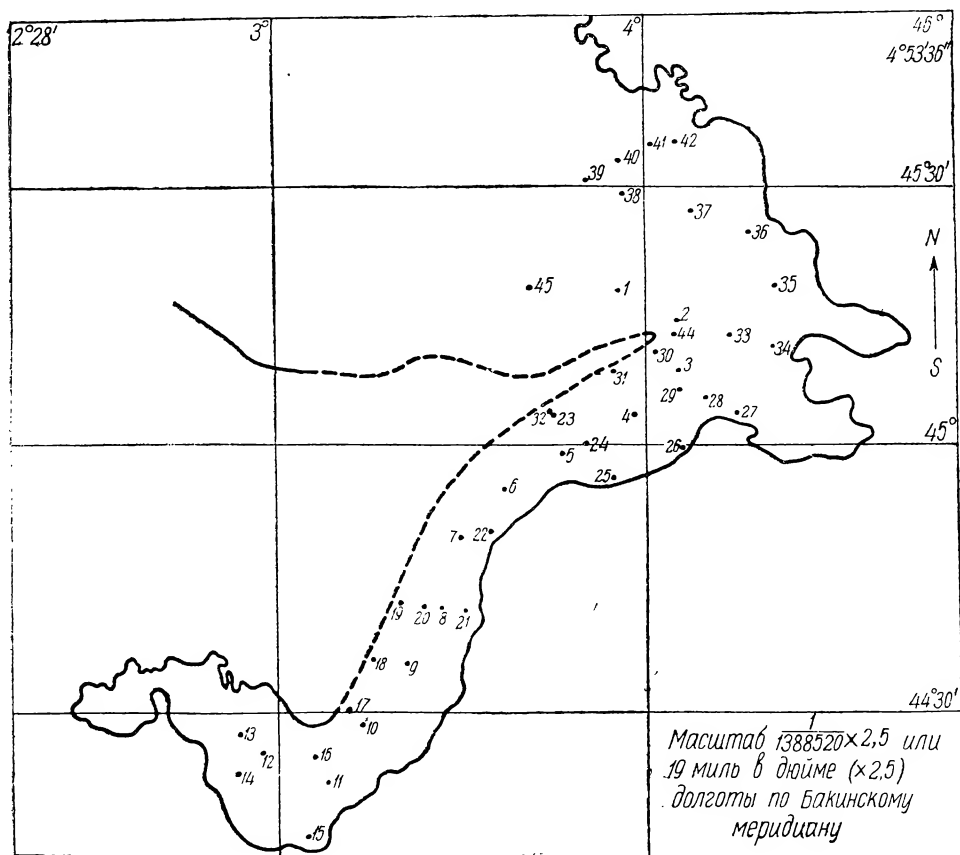


Рис. 1. Распределение станций.

Основным орудием сбора при изучении количественного распределения фитобентоса являлся дночерпатель Петерсена, захватывающий площадь в 0,1 м<sup>2</sup>. На небольших глубинах, преимущественно в зарослях цветковых растений, достигающих 1 м и более в высоту, количественный учет производился при помощи железной рамы, опускавшейся на дно, захватывавшей площадь в 0,25 м<sup>2</sup>. Этот последний способ исследования был сопряжен с целым рядом технических трудностей, для преодоления которых пришлось потратить немало усилий. Дело в том, что малая прозрачность воды Северного Каспия, в летние месяцы часто не превышающая 1—1,5 м, не позволяла производить выборку растений так, как это мы делали в предшествующих наших исследованиях, т. е. с помощью граблей, насаженных на длинный шест (14). Во время наших работ в Кайдаке и в Комсомольце прозрачность была так незначительна, что окрашенная в белый цвет железная рама,

положенная на дно, с поверхности не была видна. После некоторых размышлений было решено тут же на месте организовать „водолазные работы“ без применения скафандров и попробовать этим способом провести в зарослях цветковых растений учет биомассы. Техника водолазных работ состояла в следующем. Так называемый водолаз нырял на дно, выбирал растения из рамы и вытаскивал их на поверхность. Для взятия одной площадки приходилось, выражаясь технически, опускаться на дно или, вернее, — просто нырять не менее четырех раз, так как заросли были очень густые и в один-два приема захватить и тщательно выбрать все растения не удавалось.

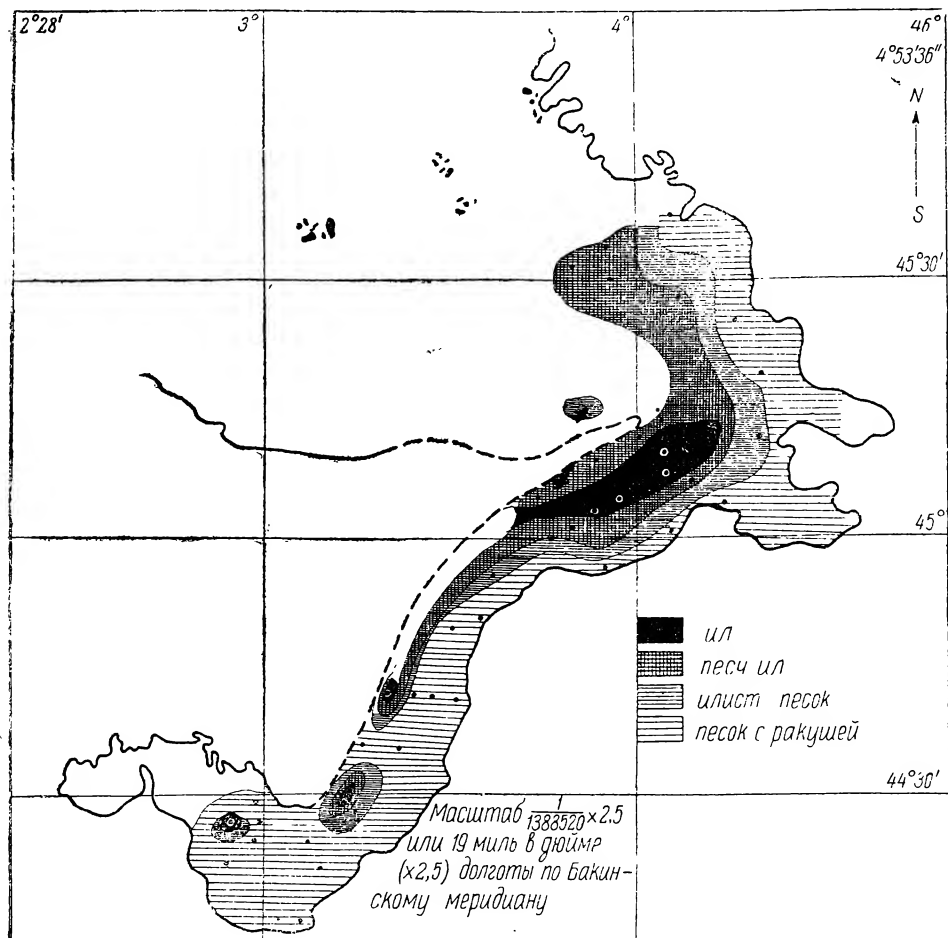


Рис. 2. Распределение грунтов.

В дальнейшем, при обработке материала, оказалось, что учет биомассы, произведенный нами методом пробных площадок с помощью „водолаза“, дал прекрасные результаты. Для всех площадок, взятых примерно на одной и той же глубине, был получен ровный ряд цифровых данных, идеально совпадающих друг с другом.

Для сравнения обоих методов количественного учета растительности — дночерпательных проб и „водолазных площадок“ — нами в зарослях различных растений были взяты одновременно и дночерпательные площадки. Такого рода методологические исследования были проведены на станции 25 в зарослях *Ruppia spiralis* и на станции 42 в зарослях *Lamprothamnus alopecuroides*. Результаты оказались следующие: по методу пробных площадок биомасса *Ruppia spiralis* оказалась равной 12,8 кг на 1 м<sup>2</sup>, по дночерпательным пробам —

5 кг на 1 м<sup>2</sup>. Для *Lamprothamnus alopecuroides* по методу площадок биомасса оказалась равной 1200 г, по дночерпательным пробам—1150 г.

Сильное расхождение цифровых данных по биомассе *Ruppia spiralis* объясняется, конечно, тем, что достигающая 1,5—2 м высоты *Ruppia* не может целиком уместиться в дночерпателе: дночерпатель при этом обрывает стебли, неплотно закрывается сам, так как ему мешают длинные побеги *Ruppia*, и дает неправильные результаты, преуменьшенные по крайней мере в два раза.

Совершенно обратное мы видим в отношении *Lamprothamnus alopecuroides*: дночерпательные и „водолазные“ пробы идеально совпадают друг с другом. Низкий коврик из харовых водорослей может быть учтен прекрасно и с помощью дночерпателя и с помощью площадок.

Для качественной характеристики фитобентоса был использован также материал по данным водорослям, собранный ихтиологами попутно при проведении ихтиологических работ с помощью оттер-трала, малькового трала и трала Сигсби. Эти сборы послужили дополнением к материалу, полученному нами при дночерпательных и „водолазных“ работах.

Не останавливаясь подробно на общей характеристике района, уже достаточно полно освещенной в работах предшествующих исследователей, считаю необходимым остановиться лишь на некоторых основных моментах, без которых трудно перейти к описанию растительности. Наибольшие глубины 4—5—5,5 м, встретившиеся нам при наших обследованиях Кайдака, идут вдоль всего залива, образуя своего рода глубинный жолоб постепенным уменьшением глубин к западному и восточному берегам. Восточный гористый берег отличается несколько большим углом падения дна, чем западный, представляющий собой низкую ровную песчаную равнину.

Залив Комсомолец представляет собой мелководное плато с небольшими глубинами, не превышающими при нагонных ветрах 3 м. При сравнении наших данных по глубинам с теми, что были получены Карелиным, бросаются в глаза резкие изменения, происшедшие в сторону уменьшения глубин. Так, например, Карелин указывает на глубины в 5 саж. у начала Кайдакского залива; в настоящее время наибольшие глубины встретившиеся нам в этом районе, равны 3—5 м при нагонных ветрах. В связи с происшедшим обмелением, карты Гидрографического управления, которыми мы пользовались, совершенно не соответствуют действительности. Заливов, помеченных на этих картах у восточного и северо-восточного берегов Мертвого Култука, в настоящее время не существует вовсе. В значительной степени благодаря обмелению изменилась также конфигурация самой удаленной части Кайдака — кута залива.

Наиболее распространенными грунтами Комсомольца и Кайдака следует считать песчано-ракушечные грунты. Как указано на карте (рис. 2), любезно предоставленной в наше распоряжение сотрудницей Всесоюзного научно-исследовательского института Рыбного хозяйства и Океанографии Е. Ф. Белевич, песчано-ракушечные грунты идут вдоль всего восточного берега Кайдака. Истистые отложения встречаются у начала Кайдакского залива, где они занимают довольно значительную площадь, несколько сдвинутую к западному берегу. На станциях 13 и 17 илестые отложения образуют, повидимому, только отдельные небольшие пятна. В Комсомольце песчано-ракушечные грунты распространены главным образом в прибрежной части вся же средняя часть залива заполнена илесто-песчаными отложениями.

Как указано на рис. 3, где нанесены изогалины, соленость Кайдака колеблется в пределах от 25 до 50,4‰. Как и следовало ожидать, наиболее удаленная от моря часть залива оказалась наиболее осолоненной. В заливе Комсомолец изогалины с наиболее высокими значениями солености, достигающими до 30,6‰, лежат в северо-восточной части. К сожалению, других данных по химическому анализу воды. Комсомольца и Кайдака в нашем распоряжении не имеется. Было бы, конечно, чрезвычайно интересно узнать, какие соли и в каких соотношениях находятся в воде Комсомольца и Кай-

дака. Эти данные помогли бы уяснить многие обстоятельства, кажущиеся в настоящее время непонятными и противоречивыми.

Как уже отмечали предыдущие исследователи, течения в Кайдаке и Култуке находятся в тесной зависимости от направления ветров. Наибольшее значение имеют остовые ветры, которые вызывают течения от Кайдака и Комсомольца в море и вестовые, способствующие течению из моря в эти заливы. Ветры восточного направления преобладают летом, причем они вызывают такой сгон воды, что уровень ее падает на 0,5—1 м за несколько

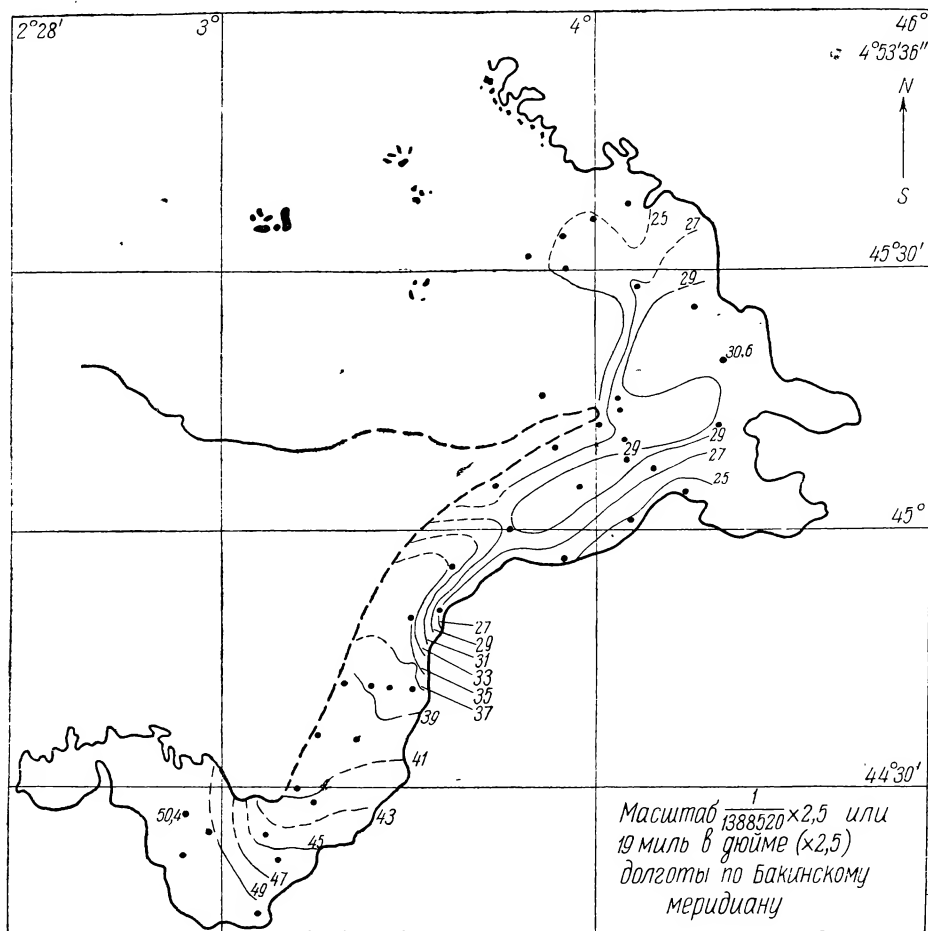


Рис. 3. Распределение солености.

часов. Спад воды, несомненно, играет большую роль в жизни донных растений и влияет на распределение их; так, отсутствие растительности на глубинах до 1 м объясняется, конечно, в первую очередь падением уровня воды при сгонных течениях.

На основании проведенных наблюдений нами был составлен список форм, характеризующий качественный состав фитобентоса заливов Комсомолец и Кайдак. Он представлен следующими видами водорослей.

#### Сине-зеленые

1. *Lyngbya aestuarii* (Jürg.) Liebm.
2. *Lyngbya Martensiana* Menegh. Каспийская форма отличается более тонкими и нежными влагалищами.

3. *Oscillatoria princeps* Vaucher. Ширина нитей 27—30  $\mu$ , концы нитей имеют характерную для этого вида форму. У некоторых экземпляров имеется очень тонкое, едва видимое влагалище.

4. *Oscillatoria amphibia* Agardh.

5. *Oscillatoria chalybea* Mertens.

6. *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thur.

7. *Microcoleus tenerimus* Gbm.

8. *Phormidium* sp.

#### Зеленые

9. *Cladophora fracta* (Fl. Dan.) Kütz. f. *lacustris* Brand. Ширина главных ветвей от 60 до 85  $\mu$ , ширина конечных веточек около 20  $\mu$ . Длина клеток превышает их ширину в пять-десять раз. Ветвление неправильное. Образует характерные ватообразные массы, плавающие в воде. Ближе всего по своим систематическим признакам подходит к *Cladophora fracta* f. *lacustris* Brand.

10. *Cladophora nitida* Kütz.

11. *Ulothrix implexa* Kütz.

12. *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link.

13. *Enteromorpha ramulosa* Hook.

14. *Lamprothamnus alopecuroides* (Del.) A. Br.

15. *Lamprothamnus alopecuroides* (Del.) A. Br. f. *tenuispina* Arnoldi.

16. *Rhizoclonium hieroglyphicum* (Ag.) J. Ag.

17. *Vaucheria* sp. — были встречены только стерильные экземпляры.

#### Красные

18. *Polysiphonia sanguinea* (Ag.) Zanard. (*Polysiphonia purpurea* J. Ag. Kütz. Sp. Alg., p. 820, Tab. Phyc. XIII, t. 81).

Растение без коры или только в нижних частях покрыто корой, 4 сифона. Ширина верхних веточек около 20—30  $\mu$ , длина члеников превышает их ширину в два раза; в средних частях ширина члеников около 75—90  $\mu$ , длина члеников превышает их ширину до четырех раз (обычно в два-три раза), в нижних частях слоевища ширина члеников равна 150—200  $\mu$ . Отличается от типичной *Polysiphonia sanguinea* более короткими члениками. Повидимому каспийскую форму следует отнести к *Polysiphonia purpurea* J. Ag., у которой также длина члеников превышает обычно их ширину не более двух-трех раз.

19. *Acrochaetium Thuretii* (Born.) Coll. et Hervey.

20. *Asterocytis ramosa* Gobi

#### Цветковые растения

21. *Ruppia spiralis* L.

22. *Zostera nana* Roth.

Всего, таким образом, было найдено 22 вида, из них цветковых растений 2 вида, красных водорослей 3, зеленых — 9 и сине-зеленых — 8.

Как видно из этого списка, донная флора Комсомольца и Кайдака состоит главным образом из представителей флоры солоноватоводных бассейнов. Только 4 вида — *Zostera nana*, *Cladophora nitida*, *Polysiphonia sanguinea* и *Acrochaetium Thuretii* — могут быть отнесены к морским формам. Все же остальные являются или типичными обитателями солоноватых водоемов или представителями пресноводной флоры. В отношении фитобентоса всего Каспия можно сказать, что на долю солоноватоводных элементов приходится очень большой процент; это относится как к фитобентосу северной его части, так и к средней и к южной.

Нам представляется наиболее целесообразным сравнить качественный состав донной флоры Кайдака и Комсомольца с донной растительностью Мангишлака, так как, во-первых, оба эти района лежат в непосредственной



близости друг от друга, а во-вторых, Мангишлак является в настоящее время в отношении фитобентоса наиболее изученным районом Каспия, и для него имеется более или менее исчерпывающий список водорослей.

Основное различие в качественном составе фитобентоса этих двух районов заключается в том, что донная растительность заливов Комсомольца и Кайдак содержит в себе относительно больше элементов пресноводного генезиса (*Ruppia spiralis*, *Cladophora fracta* f. *lacustris* и др.), встречающихся с одной стороны, в опресненных морских зонах, а с другой стороны, — в ультрагалинных водоемах. Наоборот, формы морского генезиса (виды *Polysiphonia*, *Laurencia*) или совсем не заходят в осолоненные заливы Каспийского моря, или проникают лишь в незначительной степени. Впрочем отсутствие в Кайдаке и Комсомольце *Polysiphonia elongata* и видов *Laurencia*, приуроченных, как показали наши последние, еще не опубликованные данные, исключительно к каменистым берегам, объясняется не столько повышенной соленостью Кайдака и Комсомольца, сколько отсутствием в этих заливах подходящих для них грунтов. Таким образом получается, на первый взгляд, парадоксальная картина выпадения с повышением солености форм морского генезиса и значительного преобладания в сильно осолоненных участках форм пресноводного происхождения. Однако более детальное изучение этого явления приводит, по нашему мнению, к выводам, разясняющим эту кажущуюся противоречивость. По всей вероятности объяснение этому надо искать в повышении содержания некоторых ионов (Mg), несмотря на то, что соотношение главнейших солей, как показали работы Макарова и Еникеева (15), не меняются по сравнению с каспийской водой.

Возвращаясь к списку донных водорослей, встреченных в Кайдаке и Комсомольце, мы должны отметить, что 10 видов, а именно: *Lyngbya Martensiana*<sup>1</sup> *Oscillatoria princeps*, *O. amphibia*, *O. chalybea*,<sup>1</sup> *Microcoleus tenerimus*, *Cladophora nitida*,<sup>1</sup> *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Lamprothamnus alopecurioides*, *Acrochaetium Thuretii*,<sup>1</sup> *Asterocytis ramosa*<sup>1</sup> здесь указываются для Каспия впервые.

*Lyngbya Martensiana* представляет собой, повидимому, довольно редко встречающийся вид. Он отмечен в Европе, Гвадалупе, на Суматре — в стоячих и текучих водах и в горячих источниках; в СССР — в Аральском море.

*Oscillatoria princeps* распространена в солоноватых и в пресных водах. Космополит. Встречается в Европе, Северной и Южной Америке, Гвадалупе, Цейлонских островах и на Суматре.

*Oscillatoria chalybea* распространена в пресных и солоноватых водоемах Европы, Африки, Цейлона и Суматры.

*Oscillatoria amphibia*, так же, как и предыдущая форма, распространена как в пресных водах, так и в солоноватых. Отмечена в Европе, Гренландии, Северной Америке, Новой Зеландии.

*Microcoleus tenerimus* отмечен на морских побережьях и соляных болотах Европы, Северной Америки, Северной Африки, Австралии, Индо-малайского архипелага.

*Cladophora nitida* распространена в Северном море, Балтийском, Адриатическом и Черном.

*Rhizoclonium hieroglyphicum* по существу является пресноводной формой, но распространена и в морской воде. Космополит. Отмечен на Атлантических побережьях Америки, Европы, Африки, Вест-Индии. Встречен также и в Средиземном море, в Индийском и Тихом океане.

*Asterocytis ramosa* отмечена в солоноватых водах на побережьях Адриатического, Немецкого и Балтийского морей.

*Acrochaetium Thuretii* отмечен на Атлантическом побережье Европы, в Черном море.

<sup>1</sup> Данные формы упоминаются также в работе Н. Н. Воронихина „Водоросли Каспийского моря“, посвященной обработке материала, собранного экспедицией Академии Наук СССР в 1935 г. (В печати.).

Особого упоминания заслуживает *Lamprothamnus alopecuroides*, образующий в заливах Комсомолец и Кайдак густые заросли. Нами были найдены две формы *Lamprothamnus alopecuroides*, по внешнему облику заметно отличавшиеся друг от друга. Одна из них, произраставшая у входа в залив Комсомолец (на бере), по своим систематическим признакам — характерной верхушке, количеству и форме прилистников и другим особенностям — должна быть отнесена к типичной форме *L. alopecuroides*; другая форма, обнаруженная нами в наиболее отдаленной от моря части залива Кайдак (станции 11, 15) и в Комсомольце (станции 42 и 45), отличается от предыдущей прежде всего своими вытянутыми междоузлиями (до 5—6 см длины) и необыкновенно тонкими и длинными листьями (до 9—10 см длины). Существенными отклонениями от типичной формы являются также тонкие игловидные прилистники и листочки, представленные в виде зачаточных бугорков. Повидимому эту форму следует отнести к описанной В. И. Арнольди (12) *L. alopecuroides* f. *tenuispina* из Суджукской лагуны Черного моря. К сожалению, диагноз, который дает в своей работе В. М. Арнольди, недостаточно детализирован, и можно поэтому только с некоторой долей вероятности говорить о тождестве Каспийской и Черноморской форм.

Следует здесь же отметить, что вообще *L. alopecuroides* представляет собой очень пластичную форму, способную сильно изменять свой облик в зависимости от изменения экологических условий. Это отмечают в своих работах Гровз. J. Groves, (13) и В. Арнольди (12); последний указывает на то, что „в мелких зонах при сильной инсоляции и прогреваемости воды возникают так называемые световые экземпляры; в глубоких зонах, с менее прогреваемой водой, при ослабленном освещении возникают так называемые теневые экземпляры. Далее автор дает описание их морфологических особенностей.

Не лишено некоторой доли вероятия предположение, что и формы, встреченные нами в Кайдаке и Комсомольце, являются экологическими вариантами одного и того же вида: первая из них растет на песчанистых или песчанисто-илистых грунтах, на участках с заметным течением (бар), вторая встречается на илистых грунтах в застойных участках.

*L. alopecuroides* является довольно типичным обитателем морских лагун и соленых озер морского происхождения. Этот вид отличается довольно широким географическим распространением: *L. alopecuroides* отмечен в Европе (Норвегии, Швеции, Испании), в Африке (Алжир и порт Елизабет). У нас в СССР он встречен в Черном море (Суджукская лагуна, Джарылагачский залив), в Туркестане (дельта Аму-Дарьи).<sup>1</sup>

Приведенные данные по географическому распределению отнюдь не носят исчерпывающего характера, и вообще следует отметить, что фитогеографии в отношении водорослей до сих пор фактически не существует. Правда, имеется целый ряд интересных работ, как-то Бёргезен и Ионсон (Boergesen a. Jonsson, 16), Сетчел (Setchell, 17, 18, 19), Сведелиус (Svedelius, 20) и др., посвященных вопросу географического распределения морских водорослей в различных географических областях, однако сводной работы, охватывающей все имеющиеся до сих пор данные, пока не имеется.

Отсутствие интереса к вопросу фитогеографии водорослей тем более непонятно, что зоогеография водоемов за последнее время сделала очень большие успехи. Совершенно очевидно, что вопросы зоогеографии водоемов и фитогеографии водорослей должны быть тесно связаны между собой и должны взаимно дополнять друг друга.

Правда, принято говорить о чрезвычайно ярко выраженном космополитизме водорослей вообще и донных водорослей в частности, который якобы не позволяет установить строго ограниченных областей их распространения.

<sup>1</sup> Пользуясь случаем выразить здесь свою благодарность М. М. Голлербаху, сообщившему мне много ценных данных в отношении *L. alopecuroides*.

Не отрицая вероятности того факта, что водоросли, по сравнению с животными организмами, реагируют на изменение внешних условий повидимому слабее, все же можно с определенностью утверждать, что взгляд о космополитизме водорослей и слабой их реакции на изменение внешних условий сильно преувеличен и схематизирован. В связи со всем этим необходимо в ближайшее время поставить в широком масштабе работы по географическому распределению водорослей.

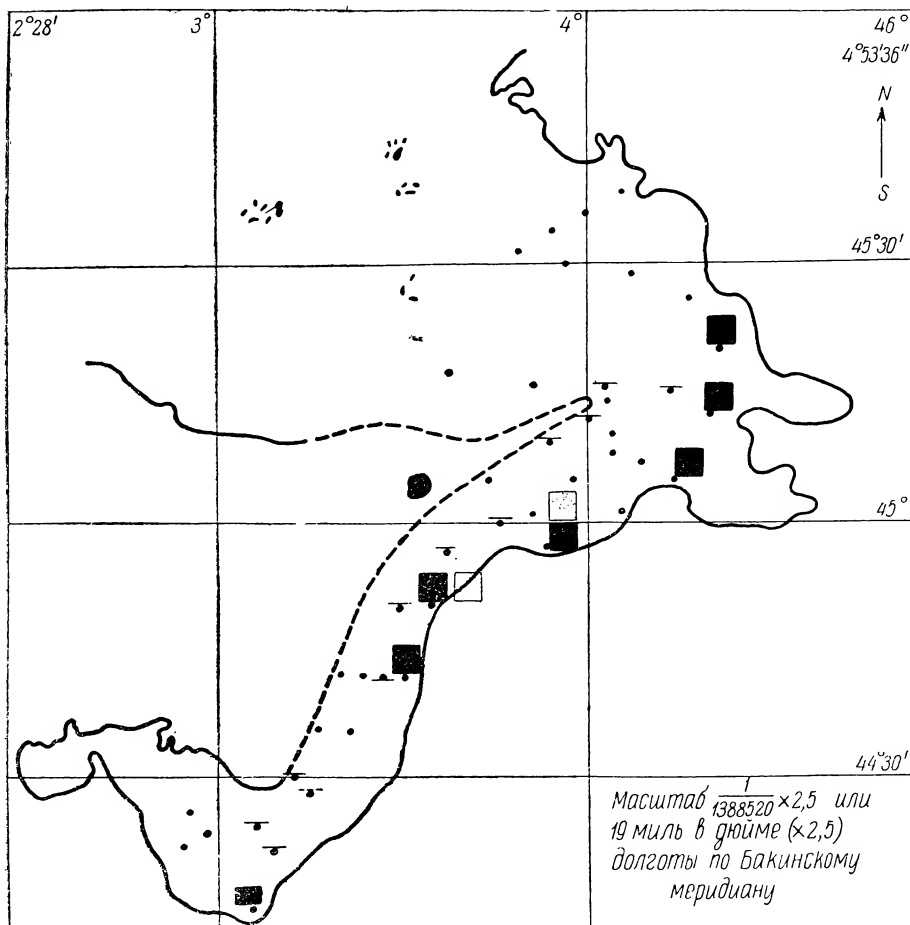


Рис. 4. Распределение *Ruppia spiralis* L. и *Zostera nana* Roth.

На основании всего собранного нами материала мы можем дать картину качественного распределения фитобентоса по отдельным станциям. На приложенных рисунках дано качественное распределение отдельных форм.

Из цветковых растений, как указано в списке, нами были встречены только *Ruppia spiralis* и *Zostera nana*. Нахождение Карелиным в 1832 г. в заливах Комсомолец и Кайдак *Vallisneria spiralis* нашими наблюдениями не было подтверждено. Новейшие исследования В. Бурн (W. Bourne, 10) по вопросу об отношении *V. spiralis* к морской воде говорят о невозможности произрастания ее в условиях заливов Комсомолец и Кайдак. Так, по его данным, наивысшая концентрация солей в воде, при которой это растение может успешно произрастать, равна 4,7‰. Соленость воды Комсомольца и Кайдака колеблется в пределах от 25 до 50,94‰, т. е. наинизшая соленость этого района превышает предельную, при которой валлиснерия может существовать, в пять и более раз. Предполагать, что во времена Карелина,

т. е. сто лет назад, соленость Комсомольца и Кайдака была не выше  $4,7\text{‰}$ , по нашему мнению, не представляется возможным. Повидимому, указание Карелина на нахождение валлиснерии надо считать ошибочным, и это тем более вероятно, что внешний облик *Ruppia spiralis*, с ее характерными спиралевидно закрученными цветоножками, сильно напоминает валлиснерию.

На рис. 4—12, приложенных к настоящему сообщению, дано качественное распределение отдельных форм. Для более наглядного представления об их распределении при обработке материала была введена количественная

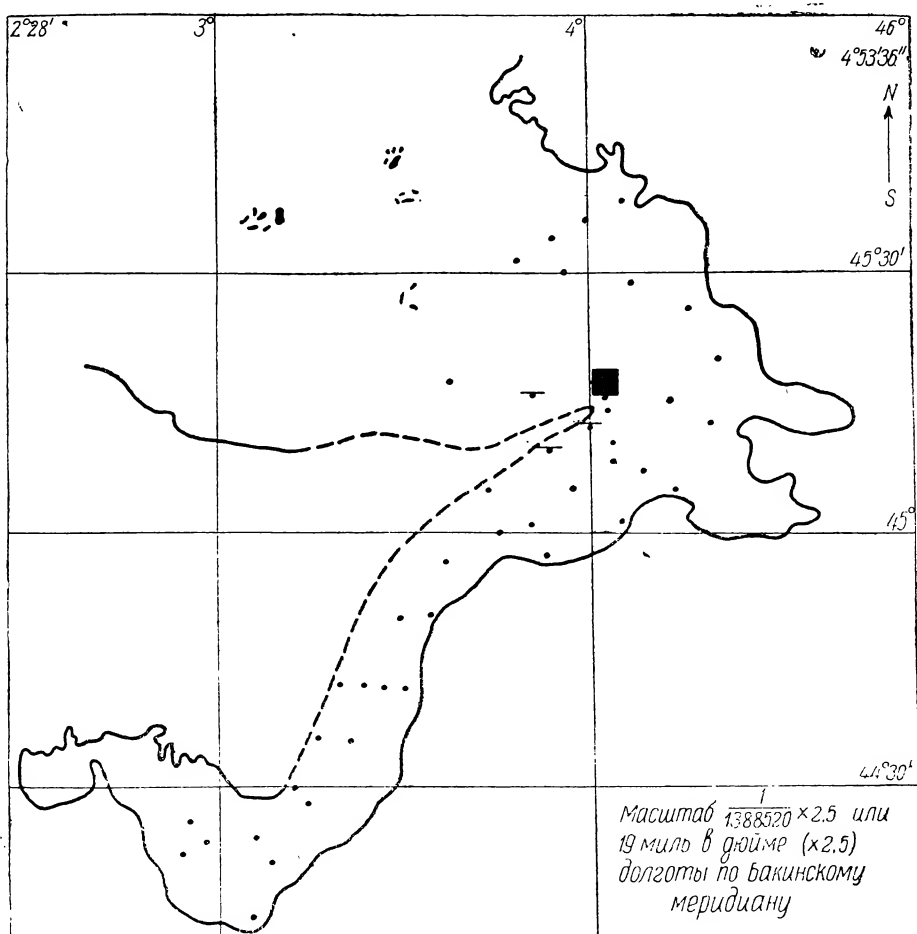


Рис. 5. Распределение *Polysiphonia sanguinea* (Ag.) Zanard.

глазомерная его оценка. Нами в этих рисунках были приняты следующие условные обозначения: полный квадрат указывает на то, что исследуемый вид встречается в большом количестве, полквадрата — форма имеет среднее распространение и черта — форма встречается в незначительных количествах. Заштрихованные квадраты и черточки, нанесенные прерванной штриховкой, обозначают, что форма встречена неживой в виде пустых оболочек.

Эти рисунки позволяют подметить некоторые закономерности в распределении видов, выражающиеся в том, что каждый вид, в зависимости от его экологических особенностей, приурочен к определенному участку.

Цветковые растения *Ruppia spiralis* и *Zostera nana* встречаются исключительно у восточного берега Кайдака и Комсомольца, где обе эти формы образуют пышные заросли (см. рис 4, в которой квадраты сплошь черные обозначают распространение *R. spiralis*, квадраты с пунктиром — *Zostera nana*).

Это одностороннее распределение высших растений вызвано, повидимому, целым рядом причин, из которых основными следует считать, во-первых, большую защищенность восточного берега по сравнению с западным и, во-вторых, большую заиленность грунтов западного по сравнению с восточным. Как уже упоминалось выше, преобладающими ветрами летом являются ветры остового направления: а гористый характер восточного берега обуславливает его защищенность и дает возможность успешно развиваться зарослям. Благодаря преобладанию остовых ветров, вызывающих течение к западному

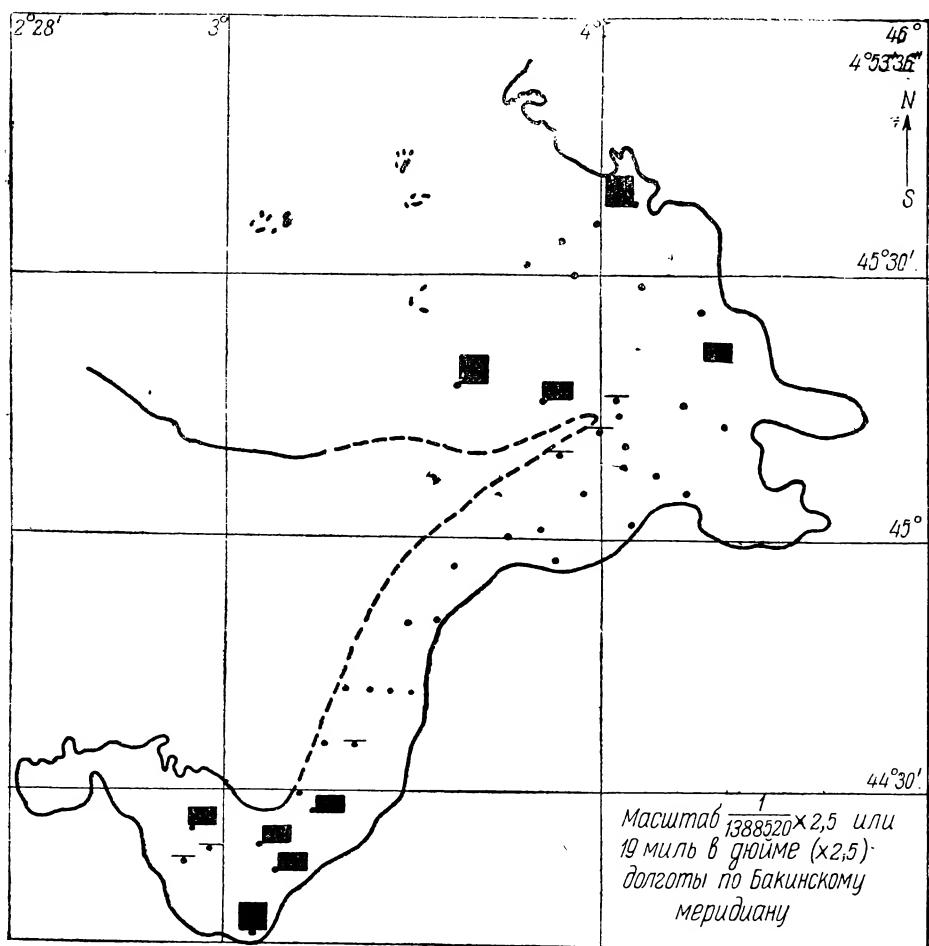


Рис. 6. Распределение *Lamprothamnus alopecuroides* (Del.) A. Br.

берегу, выбросы *Ruppia* и зостеры сосредотачиваются главным образом на западном берегу, где образуются целые валы гниющей растительности. Постоянный снос растительности к западному берегу ведет к заиленности его грунтов, что в свою очередь влияет отрицательно на развитие зарослей. Наличие зарослей *R. spiralis* на станциях 11 и 15 позволяет думать, что эта форма идет вдоль всего восточного берега непрерывной полосой. Соленость, достигающая на станциях 15 довольно высоких значений — до 49‰, не служит, повидимому, препятствием к развитию руппии.

Интересно сравнить наши данные по распространению цветковых с теми, что были получены К. И. Мейером в Сиваше. Так, по его наблюдениям, *Ruppia spiralis* встречается, при солености 4‰ Боме. В более удаленных от моря районах Сиваша, с увеличением солености заросли цветковых уже отсутствуют. Следует отметить, что *Zostera nana*, встреченная нами в Кай-

даке, отличается необыкновенно крупными размерами. В то время как в Мангишлякском районе длина ее экземпляров равна обычно 10—20 см, здесь, в Кайдаке, высота ее зарослей достигает 75 см, а в отдельных случаях и 100 см.

Интересным моментом качественного распределения отдельных видов в заливах Комсомолец и Кайдак является распределение *Polysiphonia sanguinea*. Как показано на рис. 5, она была встречена только на 1, 2, 30, 31 станциях, т. е. только в тех пунктах, которые расположены у входа в Кайдак. Этот же вид *P. sanguinea* был обнаружен нами на бере, при проходе

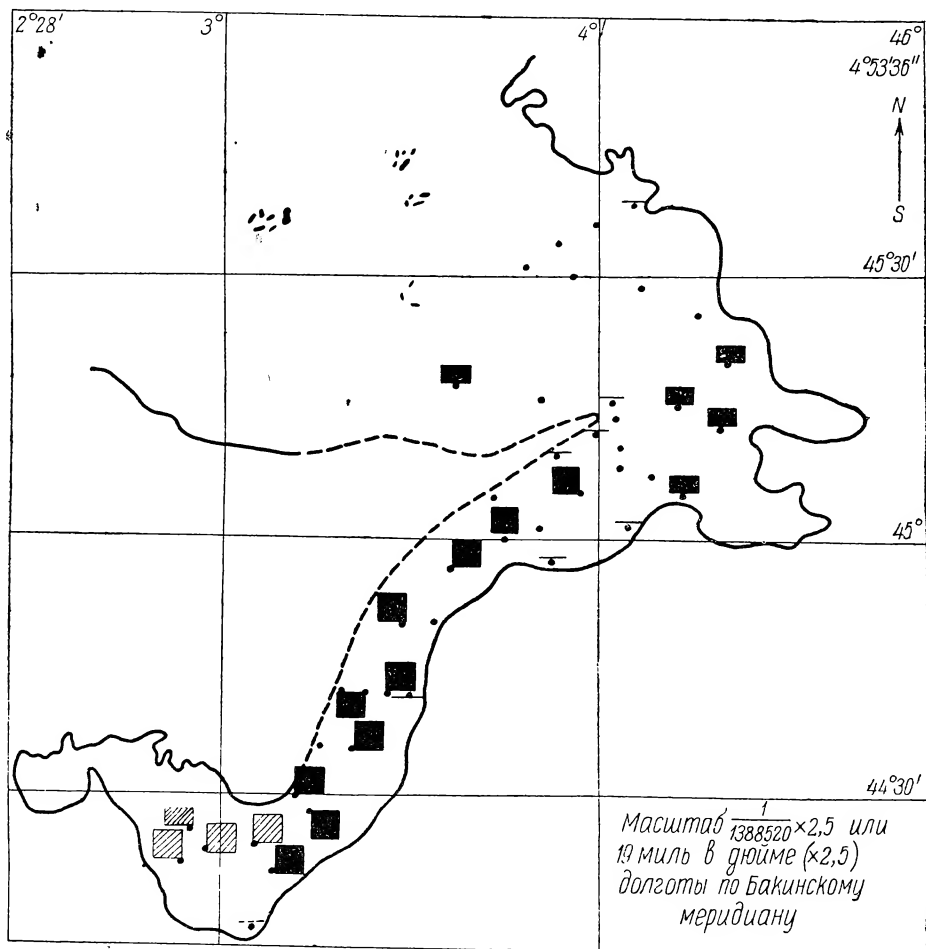


Рис. 7. Распространение *Cladophora fracta* (Fl. Dan.) Kutz. f. *lacustris* Brand.

из Каспийского моря в Комсомолец и Кайдак, где *Polysiphonia* развивается на *Lamprothamnus alopecuroides* в качестве эпифита. Строгая приуроченность *P. sanguinea* к станциям, расположенным у входа в Кайдак, заставляет предположить, что форма находится в тесной зависимости от течений, идущих из Каспия в Кайдак. Эти течения, повидимому, с одной стороны, обуславливают хорошую вентиляцию этих участков, а с другой — несут с собой воду иного химического состава, нежели вода Кайдака.

*Lamprothamnus alopecuroides* (см. рис. 6) был встречен нами в наиболее удаленной от моря части Кайдака на станциях 10, 11, 12, 13, 14, 15 и 16 и затем в заливе Комсомолец, в значительных количествах на станциях 42 и 45. Его разорванное распределение не совсем понятно: несомненно то, что колебания солености в пределах от 25 до 50‰ не являются препятствием к его

расселению. Отсутствие этой формы на всем восточном побережье Кайдака может быть объяснено тем, что заросли руппии и zostеры, располагаясь на той же глубине от 1—2 м, как и *L. alopecuroides*, вытеснили своего конкурента. Не следует забывать и того, что *L. alopecuroides*, как и большинство харовых водорослей, приурочен обычно к илистым и даже сероводородным грунтам; восточное же побережье, как указано на рисунке, характеризуется наличием песчано-ракушечных отложений. Однако ни одно из этих объяснений не является достаточным, чтобы разрешить вопрос об его пятнистом распределении.

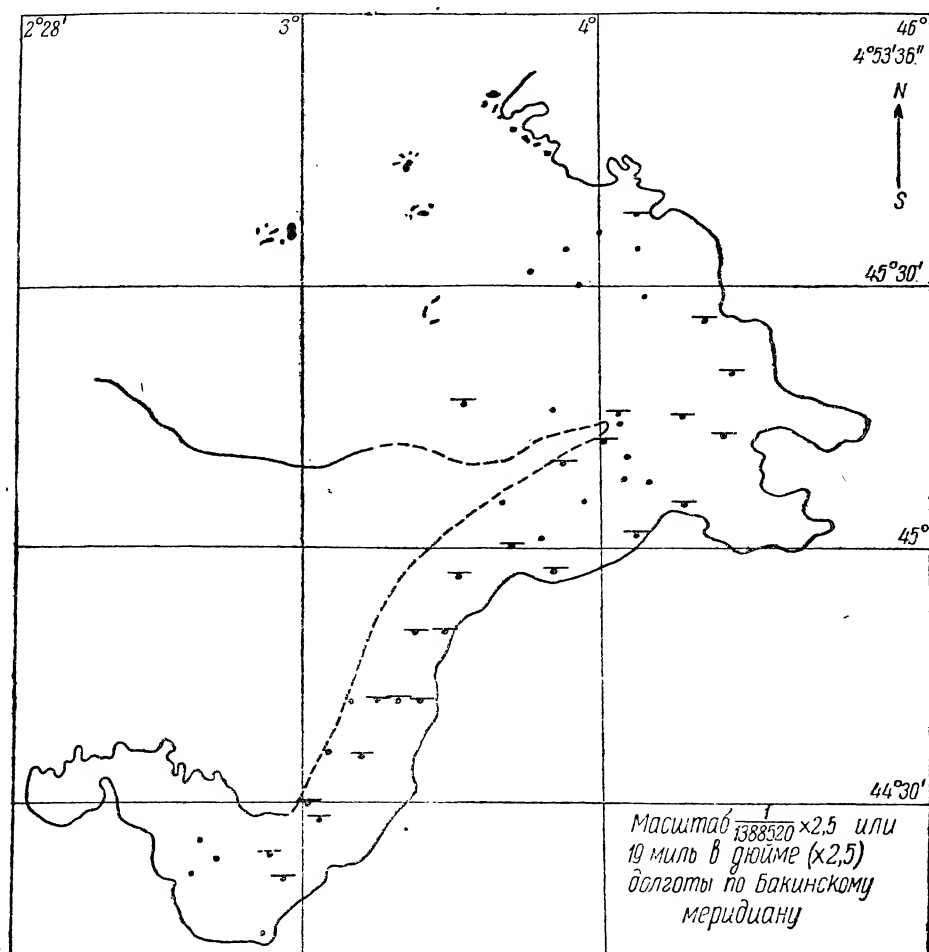


Рис. 8. Распространение *Rhizoclonium hieroglyphicum* (Ag.) J. Ag.

Зеленая нитчатка *Cladophora fracta* f. *lacustris* распределяется вдоль всего залива Кайдак (см. рис. 7),<sup>1</sup> образуя характерный зеленый войлок, называемый по местному „шелковником“. В отношении распределения кладофоры следует отметить любопытную особенность, приводившую нас в полное недоумение. Все дночерпательные пробы, вятые на станциях 4, 5 и 6, не могли обнаружить кладофору, в то время как траловые сборы, произведенные на тех же станциях, указывали на то, что она находится в этих

<sup>1</sup> На некоторых станциях встречалась кладофора в отмершем состоянии. На рис. 7 такие станции обозначены заштрихованными квадратами. На станциях 3, 28, 29 и 24 (см. рис. 1) сбора кладофору орудиями лова не удалось провести, однако есть все основания предполагать ее наличие в этих пунктах.

пунктах в огромных количествах. Это расхождение дночерпательных и траловых проб может быть объяснено или пятнистым распределением нитчатки, или тем, что кладофора в результате ассимиляционной деятельности поднимается со дна и во взвешенном состоянии находится в воде. И в том и в другом случае, т. е. и при пятнистом ее распределении и при поднятии со дна в прилежащие слои воды, кладофора с помощью дночерпателя могла и не быть обнаружена. С другой стороны, траловые уловы должны были в этих случаях показать положительные результаты. Мне кажется более

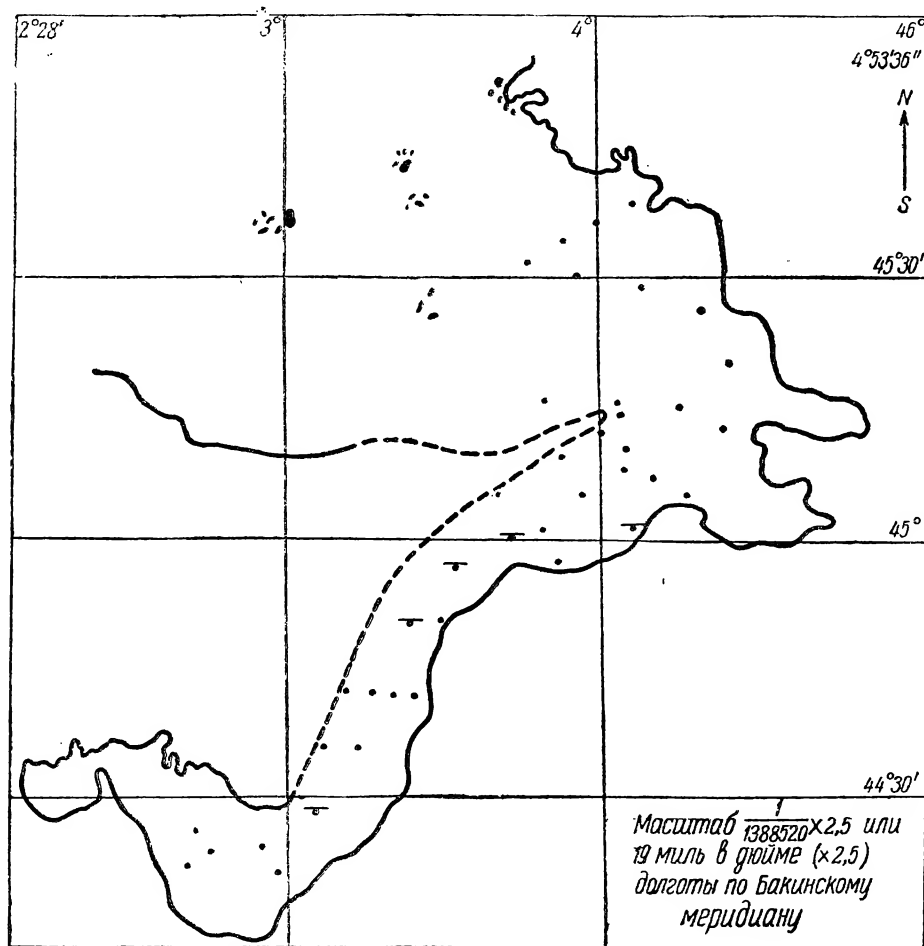


Рис. 9. Распространение *Ulothrix implexa* Kütz.

вероятным второе предложение, за которое косвенно говорят и данные других исследователей, указывающих на то, что кладофора встречается в этом районе в огромных количествах. Рыбаки жалуются на то, что „шелковник“ забивает все сети. Если бы кладофора была распределена в виде резких пятен, то она не могла бы играть такой видной роли и не могла быть отмечена рыбаками. За правильность этой гипотезы говорят и наблюдения Б. Персидского, проведенные им в Сиваше над *Cladophora sivashensis*. Он отмечает, что днем кладофора поднимается с грунта, а ночью, с прекращением ассимиляционной деятельности, снова опускается на дно.

Из других зеленых водорослей, встречаемых нами, следует отметить *Rhizoclonium hieroglyphicum* и *Ulothrix implexa*, распространенных в очень небольших количествах в Комсомольце и в той части Кайдака, которая



лежит ближе к входу (см. рис. 8 и 9). Сине-зеленые водоросли достигают наилучшего развития в куту залива Кайдака, где *Microcoleus chthonoplastes* вместе с *M. tenerrimus* образует характерную сине-зеленую пленку (см. рис. 10). Особенно интенсивно этот покров из сине-зеленых водорослей развит на станциях 13 и 16, — толщина его здесь равна 5 и более миллиметрам. От прибоя волн эта пленка часто разрывается, и отдельные пласты плавают по воде. Иногда действием прибоя часть этой пленки заворачивается и в виде закрученного коврика лежит на дне. Интересно отметить, что сверху этот

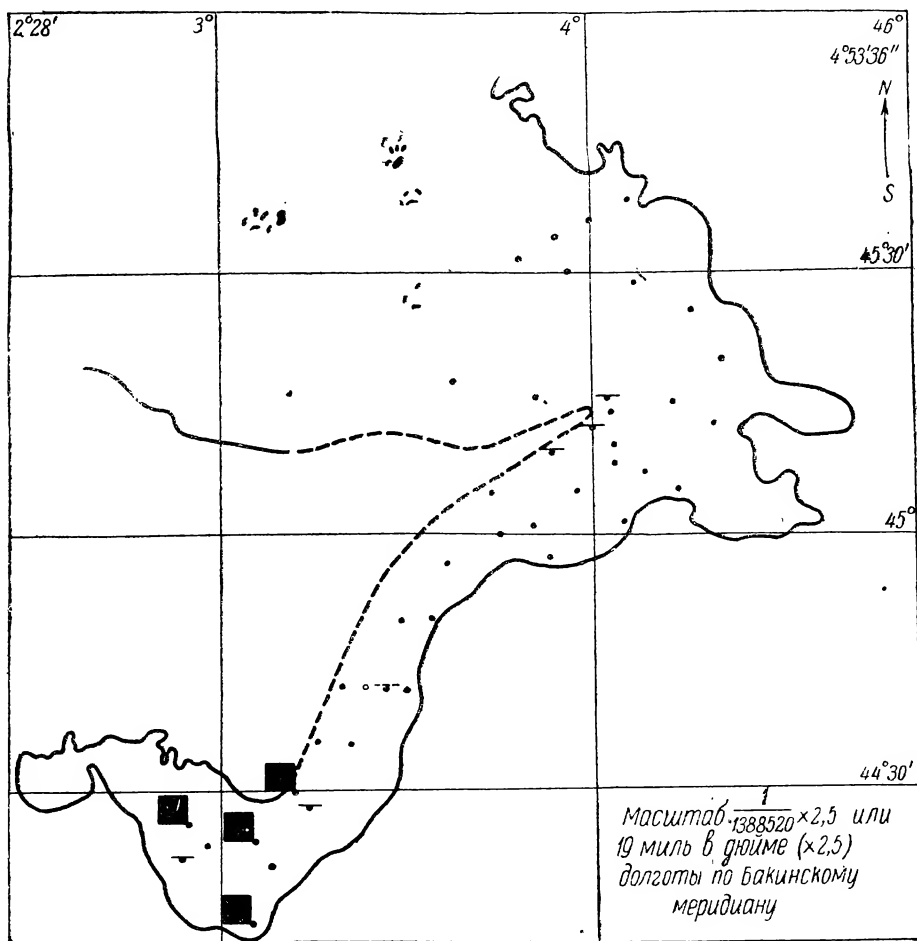


Рис. 10. Распространение *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thur.

сине-зеленый ковер покрыт рыжеватой бактериальной пленкой, и только на его изломе, имеющем характерный сине-зеленый тон, убеждаешься, в том, что этот покров в основном состоит из сине-зеленых водорослей.

Если мы сравним результаты наших наблюдений по качественному распределению водорослей с теми, которые были получены К. И. Мейер в отношении Сиваша, то мы увидим большое сходство их друг с другом.

Наименее осолоненные районы (около 4° Боме) Сиваша, расположенные недалеко от „ворот“, т. е. от выхода в Азовское море, заселены *Ruppia spiralis* и багрянками. Эти последние сносятся из Азовского моря. Вся средняя часть Сиваша с соленостью от 4½ до 8° Боме заполнена *Cladophora sivashensis*, являющейся руководящей формой этого района. И наконец в наиболее осолоненной части Сиваша, где концентрация солей дости-

гает  $11\frac{1}{2}$ — $13^\circ$  Боме, встречаются исключительно сине-зеленые водоросли—*Microcoleus chthonoplastes*, *Oscillatoria princeps* (рис. 11), *Lyngbya Martensiana* (рис. 12) и др., образующие характерную сине-зеленую пленку.

Ту же закономерность в распределении водорослей и то же чередование форм с повышением солености мы отмечаем и в заливах Кайдак и Комсомолец. Только благодаря тому, что изменения в солености Кайдака колеблются в более узких пределах (от 25 до 50‰), чем это имеет место в Сиваше качественное распределение фитобентоса заливов Комсомолец и Кайдак менее четко выражено. Пожалуй наиболее характерной отличительной чертой

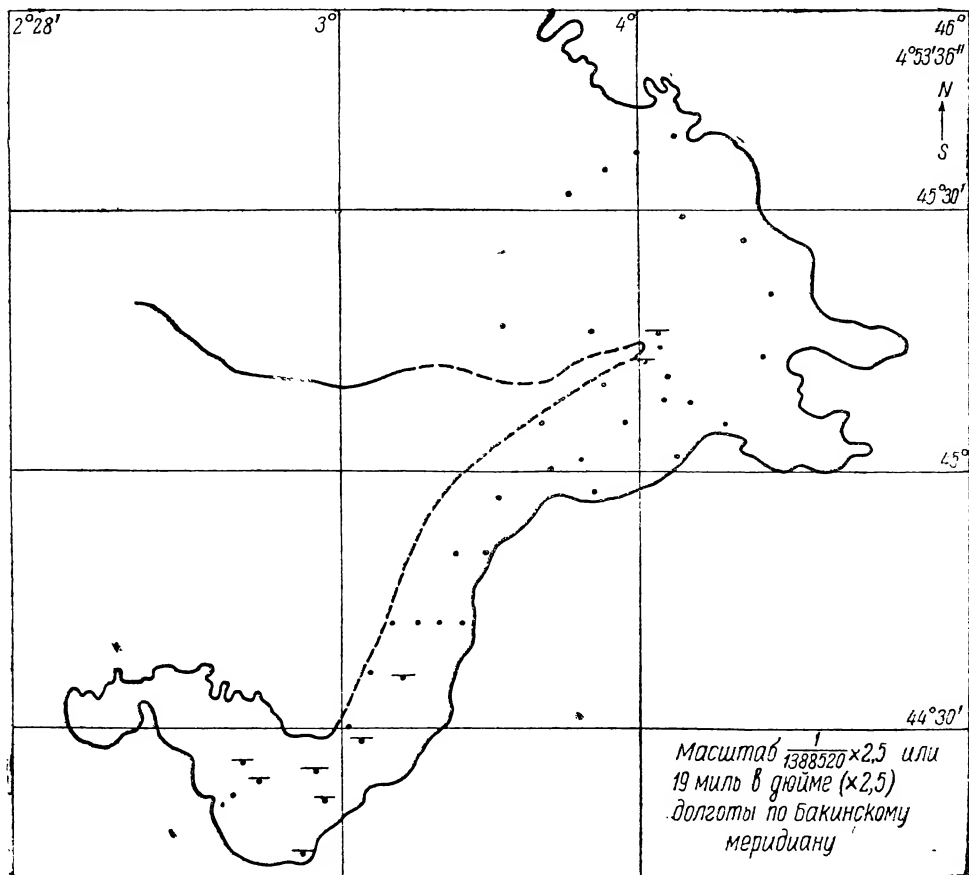


Рис. 11. Распространение *Oscillatoria princeps* Vaucher.

качественного состава донных водорослей Комсомольца и Кайдака по сравнению с фитобентосом Сиваша является наличие в первых двух заливах *Lamprothamnus alopecuroides*, занимающим, как это показано на рисунке, среди донной растительности видное место.

В Сиваше представители из семейства харовых отсутствуют совершенно.

Одним из наиболее характерных моментов распределения биомассы фитобентоса в заливах Кайдак и Комсомолец является ее ярко выраженное одностороннее расположение, а именно ее приуроченность к восточному и северо-восточному побережью (рис. 13). Как правильно указывают в своей работе Е. Дианова и А. Ворошилова (9), восточный берег является тем участком, в котором идет интенсивное образование органического вещества, в то время как на западном происходит его разрушение. Полученные нами данные по биомассе фитобентоса говорят за то, что основным продуцентом органического вещества в районе заливов Кайдак и Комсомо-

лед следует считать именно донную растительность. Она же является и главным илообразователем и главным поставщиком кислорода, обеспечивающим возможность существования донных животных организмов.

По нашим расчетам, донная растительность Комсомольца и Кайдака занимает примерно площадь в 56 км<sup>2</sup>. Общая биомасса ее порядка 600 000 т (в эту цифру не вошла биомасса кладофоры, которая, как уже выше указывалось, не могла быть учтена с помощью дночерпателя). Для северовосточного Каспия, в частности для Мангишлякского района для о-ва Долгий и о-ва Кулалы — нами были получены следующие цифровые данные: донная расти-

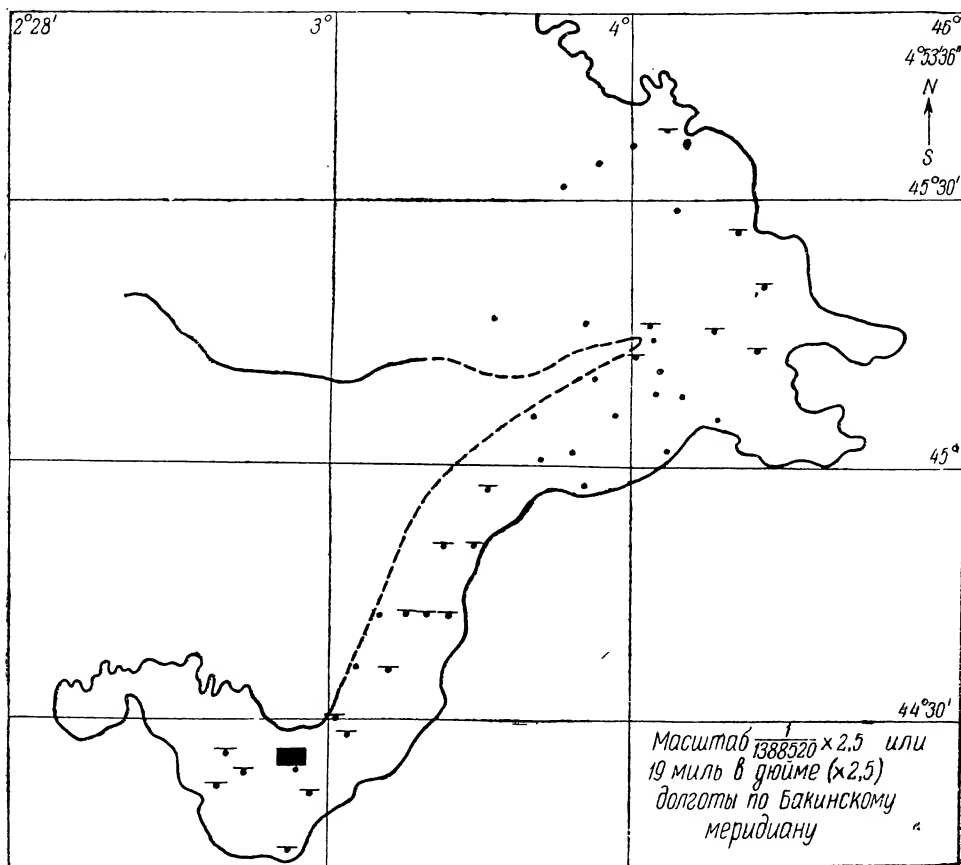


Рис. 12. Распространение *Lyngbya Martensiana* Menegh.

тельность занимает площадь около 1650 км<sup>2</sup>, общая биомасса ее порядка 300 000—400 000 т. Несмотря на то, что в Мангишлякском районе она занимает площадь примерно в 30 раз большую, чем в Кайдаке и Комсомольце, биомасса ее в 2 раза меньше биомассы Кайдака и Комсомольца. Вероятно без особой погрешности можно принять эту цифру 600 000 т за годовую продукцию, т. е., иначе говоря, считать, что ежегодно растительность здесь дает 600 000 т живого вещества. Конечно, для такого сравнительно небольшого района эти цифра очень внушительна, и совершенно ясно, что биомасса планктона и биомасса зообентоса являются по сравнению с биомассой фитобентоса незначительными величинами.

Естественно возникает вопрос — откуда же берет фитобентос неорганические соли для постройки такого огромного количества органического вещества? Является ли фитобентос в этом отношении конкурентом планктона, т. е. берет ли он их из воды или пользуется он так же запасами, находящимися в грунте?

Еще проф. А. П. Виноградов, при изучении химического состава различных донных водорослей, указывал на то, что *Laminaria* отличается очень большим процентом содержания алюминия и что это явление находится, вероятно, в связи с тем, что донные водоросли берут если и не полностью, то частью, неорганические вещества из грунта. Высшие цветковые, с их развитой корневой системой, способны, вероятно, в гораздо большей степени использовать вещества, находящиеся в грунте.

Разрешение этого вопроса в ту или иную сторону имеет очень большое значение для экономики водоемов. Действительно, если неорганическое

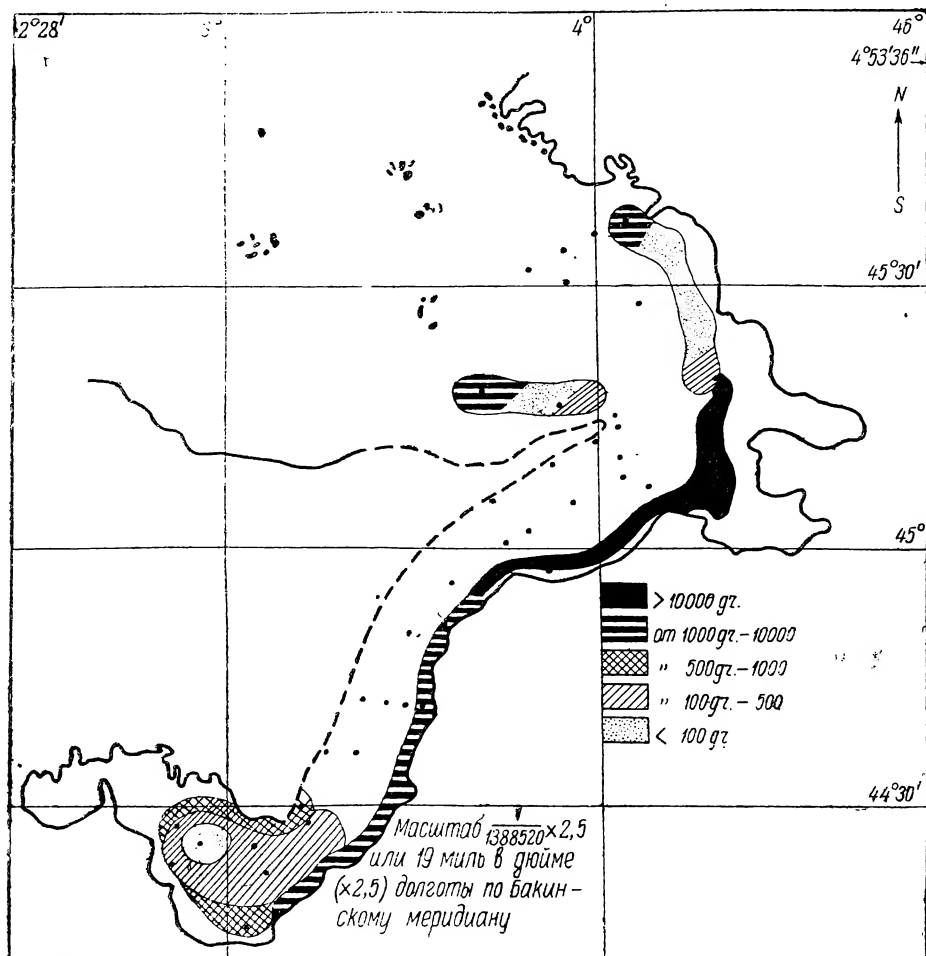


Рис. 13. Распределение биомассы фитобентоса.

питание фитобентоса идет главным образом за счет солей, растворенных в грунте, это обозначает, что донная растительность вводит в круговорот веществ запасы, которые иначе оставались бы там долгое время не использованными. Было бы очень интересно и своевременно попробовать разрешить этот вопрос с помощью экспериментальных работ.

Наибольшие значения биомассы, равные 10—12 кг на 1 м<sup>2</sup>, были получены нами для зарослей *Ruppia spiralis*. Для *Zostera nana* наивысшими цифрами были 7—8 кг на 1 м<sup>2</sup>. Эти последние данные по zostере являются несоразмерно высокими; так, по данным Петерсен (Petersen) продукция (в данном случае продукция употребляется им в смысле биомассы) *Zostera marina* в датских водах равна, в среднем, 3,5 кг. В северо-восточном Каспии биомасса *Zostera nana* обычно колеблется в пределах 0,1—1,5 кг

на  $1 \text{ м}^2$ . Как уже отмечалось выше, *Zostera nana* в районе Кайдака отличается необыкновенно пышным развитием и очень крупными размерами.

Как указано на рисунке, изобенты с наивысшими показателями в 10—12 кг на  $1 \text{ м}^2$ , приурочены к станциям 25, 27, 31 и 35, расположенным у восточного побережья Кайдака и Комсомольца. В направлении кута Кайдакского залива биомасса постепенно падает, достигая наименьших значений от 100 до 500 г на  $1 \text{ м}^2$  в середине кута.

Эти последние данные по биомассе представляют некоторый интерес и в другом отношении — они являются одними из первых цифровых данных

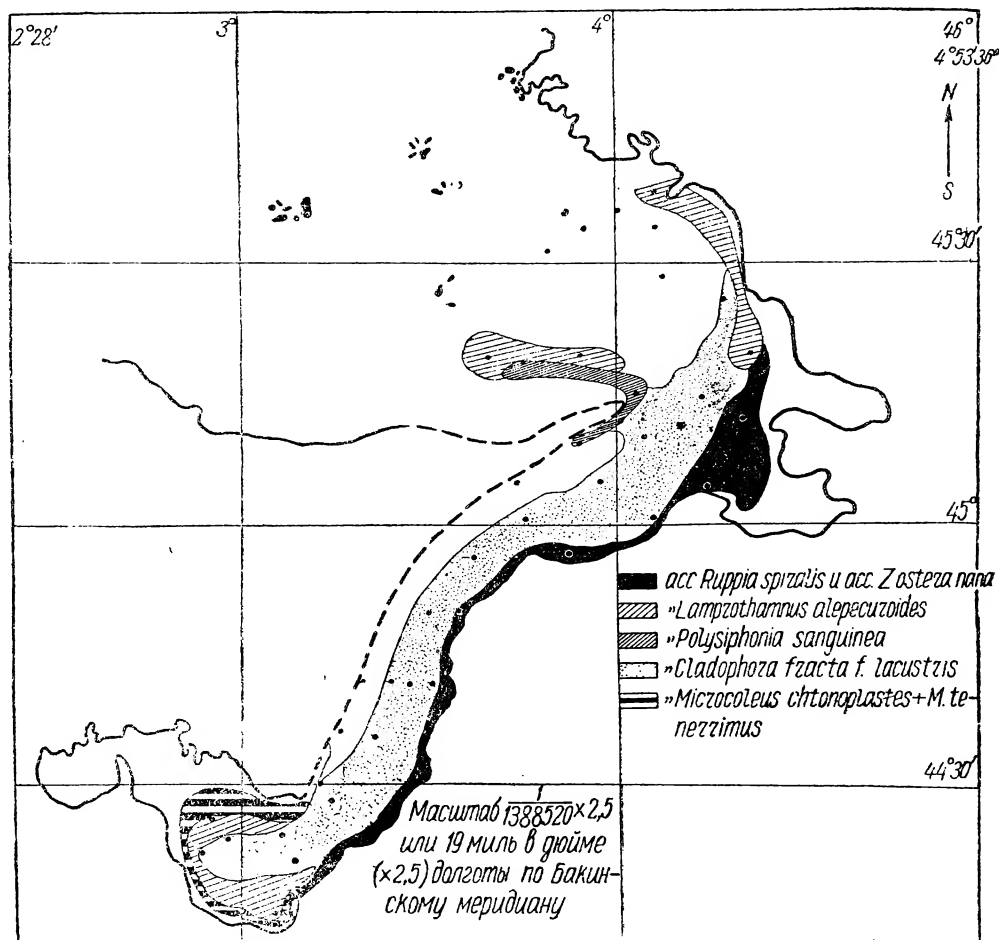


Рис. 14. Распространение растительных ассоциаций.

по количественному учету сине-зеленых водорослей. На пленке сине-зеленых водорослей была взята пробная площадка, и после отмывки этот плотный коврик, состоявший преимущественно из *Microcoleus chthonoplastes* и *M. tennerrimus*, был взвешен. Биомасса этой сине-зеленой пленки, как указано на карте, оказалась в среднем равной 500 г на  $1 \text{ м}^2$ .

В заливе Комсомолец, кроме станции 34, где мы имеем наивысшую биомассу в 10—12 кг, высокие значения биомассы в 1100 г и 2400 г приурочены к станциям 42 и 45. В этих пунктах, как указано на картах качественного распределения форм, интенсивно развиваются заросли *Lamprothamnus alepecuroides*.

На основании собранного нами материала по фитобентосу заливов Комсомолец и Кайдак, можно наметить следующие типичные для них растительные ассоциации (рис. 14).

1. Ассоциация *Ruppia spiralis*. Эта ассоциация является наиболее типичной и самой распространенной в этом районе. Она встречается на всем восточном побережье, начиная от станции 35 в заливе Комсомолец и до станции 15, расположенной в куту Кайдака. Наиболее пышным развитием она отличается на станциях 25, 27, 34 и 35, где, как уже было выше указано, биомасса ее достигает в среднем 10—12 кг на 1 м<sup>2</sup>. В этих участках она образует обширные подводные поля с высотой травостоя до 2 м.

Ассоциация *Ruppia spiralis* встречается обычно на песчано-ракушечном грунте на глубине от 1 до 2 м. Второстепенными компонентами ее являются: *Cladophora nitida*, *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Vaucheria* sp., *Acrochaetium Thuretii*, *Asterocytis ramosa*, *Lyngbya aestuarii* и *L. Martensiana*. На станциях, лежащих у входа в Кайдак, встречаются также *Enteromorpha intestinalis*.

2. Ассоциация *Zostera nana* была обнаружена на станциях 22 и 25. В этих пунктах *Z. nana* образует заросли, идущие в виде узкой полосы на глубине от 0,75 до 1,5 м. Возможно, что эта ассоциация встречается также и в других пунктах восточного берега. Для выяснения этого вопроса, однако, должны были быть проведены более детальные обследования с большим количеством поперечных береговых разрезов, на что у нас не было времени. Систематический состав этой ассоциации тот же, что и ассоциации *Ruppia spiralis*.

3. Ассоциация *Cladophora fracta* f. *lacustris* занимает одно из самых видных мест среди растительных сообществ заливов Кайдак и Комсомолец. Как указано на карте, она идет вдоль всего Кайдака, достигая интенсивного развития на глубине от 2 до 5 м. Систематический состав этой ассоциации, кроме этого вида кладофоры, представлен следующими формами: *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Ulothrix implexa*, *Asterocytis ramosa*, *Enteromorpha intestinalis*, *E. ramulosa*, *Lyngbya aestuarii*, *L. Martensiana*, *Phormidium* sp. Следует здесь же отметить, что на станциях, лежащих в наиболее удаленной от моря части залива, из этой ассоциации выпадают некоторые зеленые водоросли, как то: *Enteromorpha ramulosa*, *Enteromorpha intestinalis* и *Ulothrix implexa*. Наоборот, на этих станциях в большем количестве встречаются сине-зеленые водоросли.

4. Ассоциация *Lamprothamnus alopecuroides* встречается в виде самостоятельных зарослей в заливе Комсомолец на станциях 42 и 45 и в Кайдаке на станциях 14 и 15. Эта ассоциация идет на глубине около 1—2 м, предпочитая илистые грунты.

5. Ассоциация *Polysiphonia sanguinea*, как указано на карте, занимает небольшой участок у входа в Кайдак на глубине от 1,5 до 2 м. Систематический состав этой ассоциации представлен следующими формами: *Asterocytis ramosa*, *Acrochaetium Thuretii*, *Ulothrix implexa*, *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Oscillatoria princeps*, *Lyngbya Martensiana*, *L. aestuarii*.

6. Ассоциация *Microcoleus chthonoplastes* + *M. tenerrimus*. Эта ассоциация приурочена главным образом к западному берегу, к станциям, лежащим в куту Кайдака. На глубине от 0,5 до 1 м она образует характерную плотную пленку. Систематический состав представлен исключительно видами сине-зеленых водорослей *Lyngbya aestuarii*, *L. Martensiana*, *Oscillatoria princeps*, *O. chalybea*, *Phormidium* sp.

В заключение считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность проф. К. И. Мейер за общее руководство, проф. Н. Н. Воронихину за ряд чрезвычайно ценных указаний по проверке систематической части работы и определению ряда видов и проф. А. А. Шорыгину за товарищескую поддержку и помощь в работе.

#### Литература

1. Мейер Б. М. Сиваш и его флора. Известия Гидролог. института, т. I, 1922.—2. Карелин Г. Экспедиция для осмотра северо-восточных берегов Каспийского моря в 1832. Зап. Русск. географ. о-ва по общей географии, т. X, 1883.—3. Киселевич К. А. Экскурсия в залив Цесаревича (Мертвый Култук). Тр. Астрах. ихтиолог. лаборат., т. III, вып. 5, 1914.—4. Суворов Е. К. Восточный Каспий и Мертвый Култук в промыслово-ихтиологическом

отношении Тр. I Всесоюз. геогр. съезда. вып. 3, 1933.—5. Православлев П. А. О работах экспедиции Академии Наук СССР в заливах Каспийского моря. Мертвый Култук и Кайдак в 1934 г. Изв. Ак. Наук, VII серия, № 3, 1935.—6. Migula W. Die *Characeen* Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. Leipzig 1897.—7. A. Weber van Losse. Lise des algues de Siboga. Leiden 1908.—8. Киреева и Щапова. Количественный учет фитобентоса Мангистраусского района (сдано в печать).—9. Дианова Е. и Ворошилова А. Бактериологическое обследование воды и грунтов района М. Култука и Кайдака (1935). Сдано в печать.—10. Bourn W. S. Sea-water Tolerance of *Vallisneria spiralis* L. and *Potamogeton foliosus* Raf. Contrib. Boyce Thomps Inst. 6, 1934.—11. Petersen. Johns. Ueber Menge und Jahre sproduktion der Benthospflanzen an den westeuropäischen Küsten. Int. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrogr., 5, 47 1912.—12. В. М. Арнольди. Водоросли Суджукской лагуны (у Новороссийска). Изв. Гидрологич. инст-та № 10, 1924.—13. J. Groves a. G. R. B Webster. The British Charophyta v. 2. *Charae* London 1924, Ray Society.—14. М. Киреева и Т. Щапова, Инструкция по сбору водорослей (сдано в печать).—15. Макаров С. и Еникеев Д. Предварительные итоги физико-химического исследования северовосточных заливов Каспийского моря Комсомолец (М. Култук) и Кайдак, по материалам экспедиции Академии Наук СССР. Труды по комплексному изучению Каспийского моря, ч. I, вып. I, 1937.—16. Boergesen E. a. Jonsson H. The distribution of the marine algae of the Arctic Sea and of the northernmost part of the Atlantic. Bot. of Faëdes. Append., 1905.—17. Setchell W. A. Geographical distribution of the marine algae. Science, N. S., vol. 45. 1917.—18. Setchell W. A. On the classification and geographical distribution of the *Laminariaceae*. Trans. Connect. Acad., vol. 9, 1893.—19. Setchell W. A. The law of temperature connected with the distribution of the marine algae. Ann. Miss. Bot. Garten. vol. 2, 1915.—20. Svedelius N. On the discontinuous geographical distribution of some tropical and subtropical marine algae. Ark. f. Botanik № 3, vol. 19. 1924.

T. F. ŠČAPOVA

## The bottom vegetation of the Komsomoletz (Mertvy Kultuk) and Kaidak Bays

from the Benthos Laboratory of the All-Union Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO)

### Summary

In the summer of 1935 the Benthos Section of VNIRO, organized an expedition for a comprehensive investigation of the Komsomoletz (Mertvy Kultuk) and Kaidak Bays, situated in the north-eastern part of the Caspian Sea. These bays are of a particular interest on account of their isolated position and high degree of salinity.

The exploration was carried on from June 29. till July 10. 1936. During this time 46 stations were investigated (see fig. 1). In order to ascertain the limits of the vegetation beds the bays were crossed in a boat in the direction from the open sea to the stations 15, 21, 22, 25 and 27, situated on the eastern shore and to the stations 17, 18, 19, 30, 31 and 32 situated on the western shore.

The distribution of the different soils constituting the bottom of the bays is shown on fig Nr 2. The majority of them consists of sandy shell deposits. The salinity of the water varies within the limits of 25 to 50 per cent (see fig. 3).

The easterly winds predominating during the summer drive the water out of the bays causing a fall of its level by 0,5 to 1 m in the course of a few hours, which explains the absence of any vegetation at the mentioned depth.

The forms characterizing the qualitative composition of the phytobenthos found in the Komsomoletz and Kaidak Bays are enumerated on the list on page 127—128. Among the 22 species there are two belonging to flowering plants, 3 *Rhodophyceae*, 9 *Chlorophyceae* and 8 *Cyanophyceae*. From this list it may be seen that the bottom flora of the Komsomoletz and Kaidak Bays consists mainly of representatives of the flora of brackish water basins. Only 4 species *Zostera nana*, *Polysiphonia sanguinea*, *Acrochaetium Thuretii* and *Cladophora nitida* can be referred to marine forms; the rest are typical inhabitants of brackish or fresh-water basins. That a typical brackish water bottom flora should be found in combination with a high water salinity may at first sight appear paradoxical. It finds, however, its explanation in the fact that the high salinity of the Komsomoletz and Kaidak Bays is due to a concentration of those elements which make these

bays as to the chemical composition of their water belong rather to salinized lakes than to marine water basins.

The qualitative distribution of the different species is represented on the fig. 4—12. Their quantitative distribution estimated at sight is indicated by a square when the species occurs in abundance, by half a square when found in moderate quantities and by a line when its number is insignificant.

*Ruppia spiralis* and *Zostera nana* are confined exclusively to the eastern shore of the bays where they form rich beds (see fig. 4; the black squares indicate the distribution of *R. spiralis*, the dotted ones that of *Z. nana*).

This peculiarity in the distribution of all the higher plants appears to be due to a whole number of causes, the most important of them being the more sheltered condition of the eastern shore as compared with the western one which is moreover more silted up.

Among the different species the distribution of *Polysiphonia sanguinea* in the two bays as shown on fig. 5 is of considerable interest. Its being confined to the stations Nr 1, 2, 30, 31 and 45 at the entrance of the Kaidak suggests that this species depends in a considerable degree on the currents flowing from the Caspian Sea into the Kaidak. On the one hand these currents evidently ensure a good aeration of the respective sections and on the other they carry waters of another chemical composition than those of the bay.

The green alga *Cladophora fracta* v. *lacustris* is distributed over the whole Kaidak Bay (see fig. 7), forming a characteristic green felt.

*Cyanophyceae* attain their best development in the furthest extremity of Kaidak Bay, where *Microcoleus chthonoplastes* with *M. tenerrimus* appear on the surface of the water as a blue-green film (fig. 10).

The quantitative distribution of the biomass is shown on fig. 13, from which it may be seen that the isobenthos indicating the highest values, 10—12 klg of fresh weight per 1 sqm, are those of the stations Nr 25, 27, 34, 35 situated near the eastern shores of Kaidak and Komsomoletz Bays. In the direction of the furthest extremity of the Kaidak Bay the biomass progressively decreases being at its lowest, 100 to 500 gr per 1 sqm, in the middle of this part of the bay.

In the Komsomoletz Bay besides station Nr 34, where the biomass reaches its greatest quantity — 10—12 klg per square meter — high values of 1100 gr to 2400 gr are observed at stations 42 and 45. At these points there are to be found luxurious beds of *Lamprothamnus alopecuroides* (see the figura of qualitative distribution).

The bottom vegetation of the Komsomoletz and Kaidak Bays has been calculated to cover a surface of approximately 56 sqklm, its total mass amounting to about 600 000 tons. Without committing a great error this figure may be assumed to represent the annual yield of biomass.

The materials, collected on the phytobenthos of the Komsomoletz and Kaidak Bays, allow of establishing the following associations (see fig. 14): 1) Ass. *Zostera nana*, 2) Ass. *Ruppia spiralis*, 3) Ass. *Cladophora fracta* v. *lacustris*, 4) Ass. *Lamprothamnus alopecuroides*, 5) Ass. *Polysiphonia sanguinea*, 6) Ass. *Microcoleus chthonoplastes*, *M. tenerrimus*.



## В. П. НОГТЕВ

**Клубеньки на корнях лугового лисохвоста (*Alopecurus pratensis* L.),  
их происхождение и физиологическая функция**

С 3 рисунками

(Получено 28/VIII 1937)

Еще летом 1927 г., работая по морфологии и экологии корневых систем различных травянистых растений в левобережной прирусловой пойме реки Волги против с. Великого Врага, Кстовского района Горьковской области, я обратил внимание на присутствие весьма многочисленных мелких, несколько вытянутых по длине клубеньков, распространенных в изобилии по всей корневой системе лугового лисохвоста (*Alopecurus pratensis* L.) вблизи тонких корневых окончаний. Корневая система лисохвоста, покрытая бесчисленными мелкими клубеньками, была полностью извлечена из песчаной почвы прируслового берегового вала р. Волги. Затем она была смонтирована и срисована художником В. А. Раевским (рис. 1).<sup>1</sup>

Как показали наши исследования, корневая система лисохвоста проникает в почву поемного луга на глубину 50—65 см, причем глубина проникновения корней, повидимому, мало зависит от условий микрорельефа и механического состава почвы. На всем протяжении корневой системы ее тонкие боковые корешки усеяны клубеньками (рис. 2).

Микроскопическим исследованием поперечных срезов клубеньков на корнях лисохвоста мной установлено, что возникновение этих клубеньков морфологически обусловлено местными (локальными) разрастаниями основной паренхимы первичной коры корня вблизи тонких корневых окончаний, причем при исследовании сухого материала в паренхимных клетках тканей клубенька видны какие-то включения неправильной формы, похожие на инволюционные формы бактерий. На поперечных срезах корня, вне корневых клубеньков, этих включений в клетках основной паренхимы не обнаружено. Общее вегетативное развитие лисохвоста с „пораженной“ клубеньками корневой системой вполне нормально: растения мощные, высокие, с нормальной интенсивно зеленой окраской, нормально плодоносящие. Все исследованные экземпляры лисохвоста обладали высокой цензозоокоптивной способностью, так как играли роль эдификаторов тех ассоциаций, из которых они были взяты.

Весной и летом 1937 г. мною было проверено, образуются ли клубеньки на корнях лисохвоста только в условиях песчаной прирусловой поймы или же это явление общее. Оказалось, что это явление общее: присутствие клубеньков на корнях лисохвоста констатируется повсеместно, независимо от того, в какой зоне поймы и на какой почвенной разности он растет. Просмотренные мной экземпляры лисохвоста, взятые с поймы Клязьмы (близ города Коврова Ивановской области) обнаружили тот же самый факт — присутствие клубеньков на корневой системе. Установлено, что клубеньки образуются на корнях и в случае искусственного посева лисохвоста. Посев был произведен весной 1936 г., клубеньки констатированы через год, — летом 1937 г. Возможно, что они образуются уже в первое же лето роста лисохвоста, — это нами не было проверено. Итак, многочисленные мелкие, несколько вытянутые в длину клубеньки на корнях лисохвоста являются характернейшим морфологическим признаком корневой системы этого злака, и по этим клу-

<sup>1</sup> Пользуюсь случаем принести ему искреннюю благодарность.

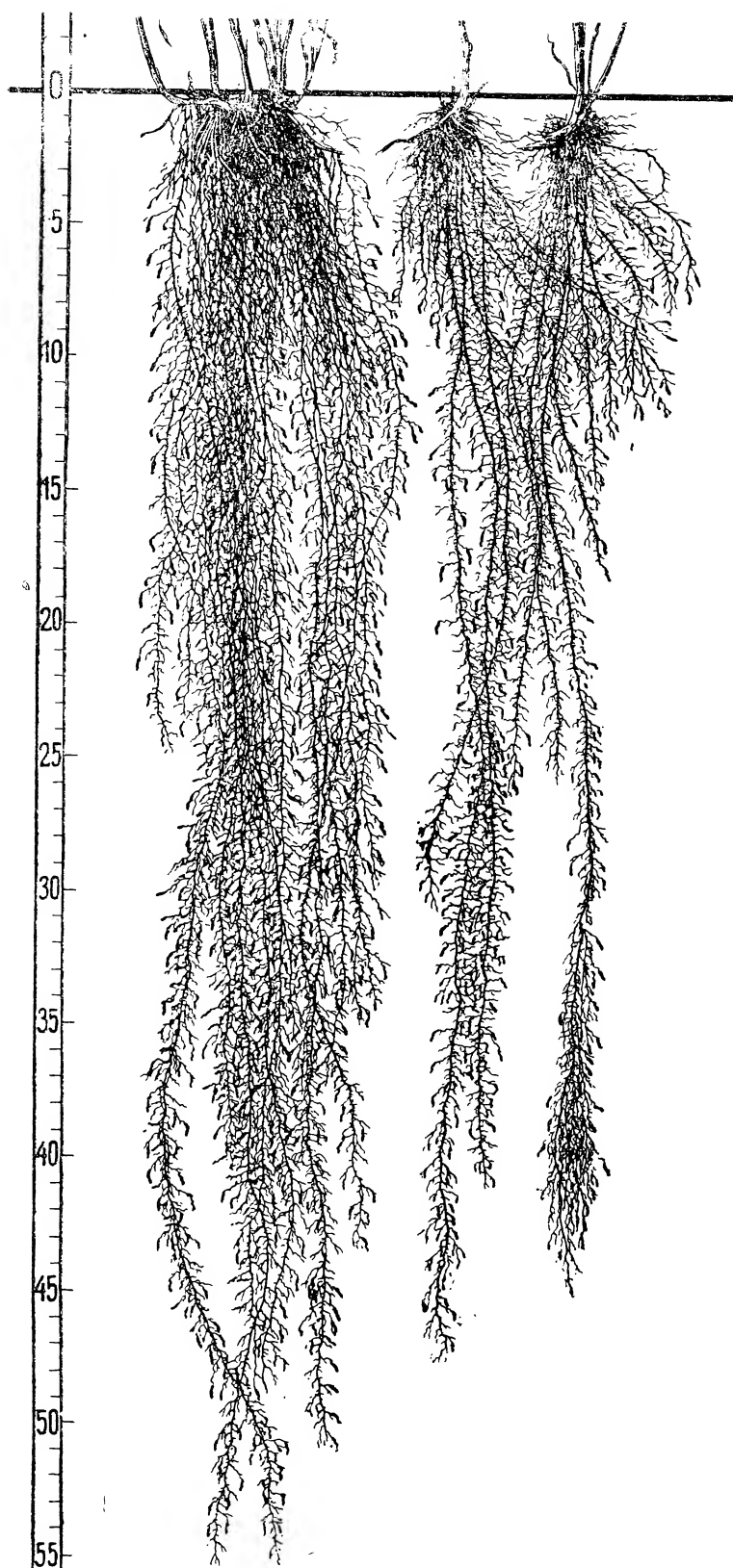


Рис. 1. Корневые системы лугового лисохвоста, *Alopecurus pratensis* L. с многочисленными мелкими клубеньками.

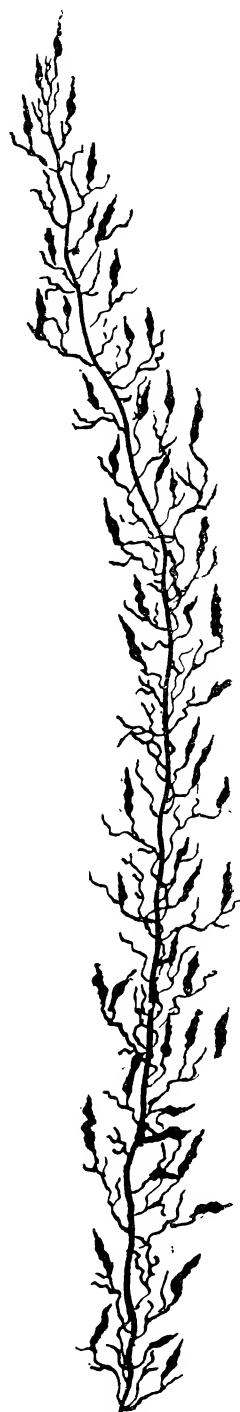


Рис. 2. Отдельная корневая „мочка“ *Alopecurus pratensis* L. с клубеньками (в естественную величину).

бенькам мы легко распознаем корни лисохвоста в куске дернины скошенного луга. Следовательно с систематической точки зрения клубеньки на корнях лисохвоста представляют собой хороший видовой признак, присущий всем представителям популяции лугового лисохвоста. Существуют ли в пределах линнеевского вида *Alopecurus pratensis* L. расы или экотипы без корневых клубеньков,—это покажут дальнейшие исследования. Мы таких форм пока не встречали.

В начале своего развития (весной), т. е. пока они молодые, клубеньки кажутся как бы полупрозрачными, а затем они становятся бурыми, иногда почти черными. Это побурение клубеньков с их возрастом гистологически объясняется, очевидно, сменой корневого эпидермиса экзодермой.

Согласно произведенным нами измерениям, длина клубеньков достигает 6 мм, толщина до 1 мм, между тем как боковые корешки, на которых образуются клубеньки, имеют толщину тонкого волоса. Остается решить основной вопрос: какова физиологическая функция этих корневых клубеньков лисохвоста и каково их происхождение?

Первая мысль, появившаяся у меня, когда я впервые обнаружил корневые клубеньки у лисохвоста в условиях песчаной прирусловой поймы, сводилась к тому, что это, может быть, явление того же порядка, как и у бобовых растений, т. е. эти клубеньки бактериального происхождения, причем возникновение их обусловлено какими-нибудь фиксирующими свободный молекулярный азот бактериями. Это предположение казалось тем более вероятным, что использование высшими растениями через бактериальных передатчиков свободного молекулярного азота не ограничивается семейством бобовых, хотя в этом семействе питание атмосферным азотом наиболее резко выражено и давно известно. Развитие корневых клубеньков, наполненных азот-фиксирующими микробами, наблюдается в целом ряде других семейств. Так, например, это явление известно у ольхи, у лоха, у ревеня, у казуарины. Образование желваков на корнях ольхи обусловлено, как известно, актиномицетом (*Actinomyces Alni*). У некоторых тропических представителей семейства *Rubiaceae* желвачки с бактериями находятся прямо на зеленых листьях, а бактерий, вызывающих образование желвачков, можно обнаружить уже в семени. Бактерии не только питают растение атмосферным азотом, но играют какую-то очень важную роль в самом развитии цветкового растения из семени: это развитие в отсутствии бактерий делается совершенно ненормальным и патологическим.<sup>1</sup>

Так как исследование корневых клубеньков лисохвоста на высушенных корнях старых гербарных сборов могло дать лишь картину анатомического строения клубеньков, но не могло расшифровать вопрос о их происхождении, мы прибегнули к изучению живых клубеньков на свежесобранных корнях лисохвоста. 5 июля 1937 г. из свежих корней лисохвоста были выделены тонкие корешки с клубеньками. Молодые полупрозрачные клубеньки были подвергнуты стерилизации сулемой с их поверхности, раздавлены в чашке Петри, и содержимое клубеньков (беловатое по внешнему виду) подвергнуто исследованию под микроскопом с иммерсией. Микроскопическое исследование обнаружило присутствие многочисленных живых бактерий, имеющих форму короткой палочки, Жгутики незаметны. Палочки довольно подвижные, но движение не порывистое. В более старых клубеньках под микроскопом обнаружено обилие слабо-овальных крахмальных зерен разной величины, дающих характерную темносинюю окраску от действия раствора иода в иодистом калии. У некоторых крахмальных зерен заметны как бы изъеденные края (следы растворения крахмальных зерен при переходе их в сахар). В содержимом из старых клубеньков под действием фуксина бактерии интенсивно окрашиваются, а крахмальные зерна (точнее—облекающая их пластидная строма) дают бледнорозовую окраску.

<sup>1</sup> Акад. С. П. Костычев. Физиология растений. Т. 1, изд. 1937 г.

Поскольку предварительное микроскопическое исследование обнаружило наличие весьма мелких бактерий в корневых клубеньках лисохвоста, возникла необходимость выделить чистые культуры этих бактерий. С этой целью был сделан посев из содержимого стерилизованных сулемой (с поверхности) живых клубеньков на искусственные питательные среды.

Через несколько дней обнаружился интенсивный рост бактериальных колоний на мясо-пептонном агаре, а также на бобовом агаре (при перевивке с мясо-пептонного агара). На агаре с лисохвостным экстрактом роста не было.<sup>1</sup>

11 и 12 июля нами были исследованы поперечные срезы живых клубеньков с корней лисохвоста; во всех случаях клетки паренхимы первичной коры оказались заполненными массой тех же бактерий (рис. 3).

В настоящей стадии работы, далеко еще не законченной, можно сделать следующие выводы.

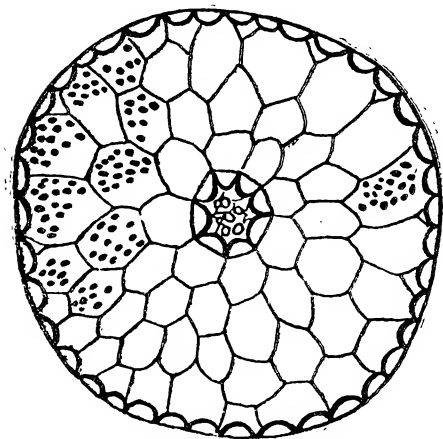


Рис. 3. Поперечный срез корневого клубенька *Alopecurus pratensis* L. (схема). В середине—центральный цилиндр, окруженный эндодермой. В основной паренхиме первичной коры видны клетки, заполненные бактериями.

1. Клубеньки на корнях лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis* L.) представляют собой видовую морфологическую особенность, свойственную всем представителям этого линнеевского вида на исследованной нами территории (пойма р. Волги в Горьковской области, поймы Клязьмы в Ивановской области, искусственные посевы лисохвоста). Благодаря наличию клубеньков корневая система лисохвоста легко диагностируется и распознается в массе корней других злаков, образующих дернину.

2. Только что сформулированное положение не исключает возможности нахождения разновидностей, рас и экотипов лисохвоста без корневых клубеньков, но подобные случаи нами пока не были обнаружены.

3. С анатомической стороны клубеньки на корнях лисохвоста представляют собой местные (локальные) разрастания основной паренхимы первичной коры вблизи тонких корневых окончаний. Они возникают в поглотительной зоне корня—стадия молодых полупрозрачных клубеньков—и затем по мере роста корня в длину оказываются над верхней границей этой поглотительной зоны в более старой части корня, причем из полупрозрачных они делаются бурыми или черными, что гистологически объясняется сменой корневого эпидермиса экзодермой (опробковение подстилающего эпидермиса слоя клеток первичной коры). На поперечном разрезе свежего клубенька в клетках первичной коры видны массы бактерий и иногда включения неправильной формы, тоже, вероятно, бактериального происхождения.

Наряду с бактериями и их инволюционными формами в паренхимных клетках клубеньков образуется масса слабо-овальных зерен резервного крахмала.

4. Таким образом имеются серьезные данные полагать, что образование клубеньков на корнях лисохвоста—это явление того же порядка, как и образование клубеньков на корнях бобовых, т. е. корневые клубеньки у лисохвоста возникли в результате внедрения из почвы через корневые волоски фиксирующих свободный молекулярный азот бактерий. Генезис этого явления, очевидно, такой же, как и у бобовых: бактериальная инвазия из почвы, паразитизм внедрившихся бактерий в клетках первичной коры, локальное пато-

<sup>1</sup> Микроби логическую работу по выделению чистых культур бактерий из корней лисохвоста проделала А. И. Красильникова, которой автор приносит искреннюю благодарность.

логическое разрастание коровой паренхимы, приводящее к возникновению клубенька, физиологическое „освоение“ паразитирующих азотфиксирующих микроорганизмов корнями растения-хозяина и превращение, таким образом, одностороннего паразитизма в симбиоз, рассматриваемый как явление „уравновешенного паразитизма“. „Патология“ превращается в „норму“. Применительно к лисохвосту это положение, конечно, требует еще дальнейших подтверждений со стороны микробиологической и физиологической методики, а потому является пока провизорным (предварительным).

5. Бактерии, обитающие в корневых клубеньках лисохвоста, представляют особый вид бактерий, которые мы предлагаем назвать *Bacillus Alopecuri* („лисохвостная бактерия“).

6. Обилие крахмальных зерен в корневых клубеньках лисохвоста с физиологической точки зрения легко увязывается с самым генезисом клубеньков и с их вероятной физиологической ролью.

В самом деле, согласно новейшим исследованиям, развитие клубеньков и интенсивность процесса усвоения азота в сильнейшей степени обусловлены количеством углеводов, предоставляемым этим клубенькам со стороны растения-хозяина.

„Поэтому все те факторы, которые усиливают работу фотосинтеза и благоприятствуют накоплению углеводов, вместе с тем вызывают более мощное развитие клубеньков и более энергичную фиксацию азота“ (проф. С. Д. Львов. Дополнение к курсу „Физиологии растений“ акад. Костычева). Следовательно, резервируемый в корневых клубеньках крахмал прежде всего обслуживает потребности гнездящихся здесь бактерий в углеводном питании. Но, с другой стороны, более чем вероятно, что применительно к лисохвосту корневые клубеньки, помимо связывания свободного азота, выполняют еще другую физиологическую функцию, а именно, благодаря обилию наполняющих их крахмальных зерен они являются запасными органами, за счет которых весной, по спаде полой воды, происходит скорое развитие стеблей лисохвоста и столь же скорое цветение. Действительно, лисохвост луговой, как известно, является наиболее рано цветущим луговым злаком.

На основании уже проведенного изучения морфологических и физиологических особенностей открытой нами „лисохвостной“ бактерии, представляется возможным дать следующий предварительный диагноз этой бактерии.

„Лисохвостная“ бактерия—*Bacillus Alopecuri* Nogl. sp. n.—короткая палочка с округленными концами. Размеры ее сильно варьируют в зависимости от питательной среды. В мясо-пептонном агаре бактериальные клетки достигают наибольшего размера— $3,4 \mu \times 1,7 \mu$ , в бобовом агаре размер клеток меньше, а именно— $2,4 \mu \times 1,2 \mu$ , в твердой безазотистой среде Ashby, а также в жидких безазотистых средах Виноградского и Бейеринка бактериальные клетки еще мельче. Несмотря на сильные колебания в размерах (в зависимости от питательной среды), общая форма бактериальных клеток весьма постоянна (палочка с округленными концами). Окраска по Граму положительная. При культуре на перечисленных выше средах бактериальные клетки образуют короткие цепочки. Бактериальные клетки обнаруживают зернистую структуру. Бактерия образует споры (эндоспоры). Размер спор, при культуре в бобовом агаре— $2 \mu \times 1,2 \mu$ . В твердой безазотистой среде Ashby, а также в жидких безазотистых средах Виноградского и Бейеринка бактерии растут. Бактерии заполняют клубеньки, образующиеся в громадном количестве на корнях лугового лисохвоста (*Alopecurus pratensis* L.).

*Bacillus Alopecuri* Nogl. sp. n. Bacillus brevis finibus rotundatis. Dimensio ejus in substratibus nutritiis diversis valde mutatur. Cellulae bacillorum in agaro carnepeptonico maximae:  $3,4 \mu \times 1,7 \mu$ , in agaro leguminoso minores:  $2,4 \mu \times 1,2 \mu$ , in substrato duro nitrogenio carente Ashby, itemque in substratibus liquides nitrogenio carentibus Vinogradski et Beierinck minimae. Etsi dimensiones bacillorum in substratibus nutritiis diversis valde mutantur, sed forma eorum. constantissima est (bacillus finibus rotundatis). Color per Gram positivus est.

Cellulae bacillorum catenulas breves in substratibus supranotatis formant et structuram granulosam ostendunt. Bacillus sporas efficit (endosporae). Dimensio sporarum in agaro leguminoso  $2\mu \times 1,2\mu$ . In substratu duro nitrogenio carente Ashby, nec non in substratibus liquidis nitrogenio Vinogradski et Beijerinck bacilli crescunt. Ji tubercula numerosa radicum graminis *Alopecuri pratensis* L. complent.

г. Горький  
Ботаническая лаборатория  
Сельскохозяйственного  
института.

## V. P. NOGTEV

### Root nodules of the meadow foxtail (*Alopecurus pratensis* L.), their origin and physiological functions

#### Conclusions

The author discovered the presence of a great number of small, somewhat elongated nodules on the root system of the meadow foxtail (*Alopecurus pratensis* L.) near the root tips.

By means of microscopic examination of cross sections of the nodules it was established that the origin of these nodules was morphologically due to a profuse local growth of the basic parenchyma of the primary bark of the root near the thin tips. Nodules were found in all plants of this species in the districts investigated by the author: hence the presence of these nodules on roots must be considered as an attribute of the given species characteristic of all representatives of the meadow foxtail (*Alopecurus pratensis* L.) population.

A great number of small bacteria, somewhat similar in shape to cocci, but actually representing only short rods, the length of which scarcely exceeds their width, were found in the cells of the bark parenchyma of the fresh nodules.

The author considers them a new species of bacteria capable of fixing free atmospheric nitrogen. This new species of bacteria the author calls *Bacterium Alopecuri*.

Besides the bacteria in the cells of fresh nodules a great many small, somewhat oval, starchy grains are to be found.

Therefore the author thinks that, apart from their principal function consisting in the utilisation of the free nitrogen from the atmosphere for food, the root nodules of the meadow foxtail also perform the role of storing organs, to which is due the rapid development of the stalks of the meadow foxtail and its early flowering after the spring floods have subsided.

The meadow foxtail is indeed known to be the earliest flowering meadow plant.

## А. Н. ПОНОМАРЕВ

### О местонахождениях *Dryas punctata* Juz. в Западном Приуралье

С 1 рисунком  
(Получено 6/VIII 1937)

Реликтовый вопрос до настоящего времени не может считаться окончательно решенным и исчерпанным как в отношении трактовки проблемы, так и в отношении фактического материала.

В опубликованных за последние годы работах, касающихся данной темы, предлагаются новые объяснения происхождения реликтовых ареалов (Сочава, 20), указываются новые пункты консервации реликтов того или иного типа (Федоровы, 25), наконец, вновь в полном объеме ставится вопрос о возрасте реликтовой флоры (Гроссет, 4, 5; Козо-Полянский, 9) и т. д.

Даже это беглое перечисление немногих работ свидетельствует об актуальности реликтового вопроса.

В настоящем сообщении я хочу обратить внимание на факт, уже известный в литературе, но до сих пор не получивший полной оценки и трактовки, особенно в свете новых данных. Я имею в виду нахождение *Dryas punctata* Juz. на обнажениях гипсов пермокарбона и известняков карбона в долинах рек Западного Приуралья.

Впервые дриада в Западном Приуралье была указана Сюзевым (21), затем Игошиной (7) для гипсов Луневских „гор“ в долине Камы и для Соколей „горы“ в долине Чусовой. Эти местонахождения являются самыми южными в Европейской части СССР, в условиях равнинной страны. Кроме указанных местонахождений сделались известными за последние годы еще новые пункты в Западном Приуралье, где была обнаружена дриада.

По сообщению Даниловой и Лебедевой,<sup>1</sup> она была найдена ими на гипсах Куликовских „гор“ по реке Чусовой и близ г. Кунгура на гипсах правого коренного берега долины Сылвы, напротив села Сылвенского.

Нам также удалось обнаружить новое местонахождение *Dryas punctata* в долине Чусовой на известняках камня Плакун (Боюн) в 30 км выше Чусовского завода. Все указанные местонахождения, за исключением последнего, находятся вне области предгорий западного склона Урала, располагаются сравнительно в небольшом районе (около 100 км между крайними пунктами) и связаны с выходами гипса. Они отстоят от Уральского хребта на расстоянии 150—180 км.

Камень Плакун находится уже в области предгорий западного склона.

Экземпляры дриады с гипсов и известняков несколько различаются по размерам листьев, а отчасти и опушению их, но относятся к одному виду—*Dryas punctata* Juz. (26). На листьях дриады с камня Плакун имеются многочисленные белые точки—железки; листья наощупь весьма клейкие.

Нахождение дриады в Западном Приуралье, вне альпийской области Урала, сопровождаемое свитой горных и альпийских видов и видов горно-степного типа, из которых многие имеют разорванный ареал, представляет большой интерес.

Как известно, данный факт совместного произрастания горных, горно-степных и альпийских форм на известняках и гипсах Западного Приуралья не является частным и изолированным случаем, но представляет собой общее и закономерное явление, свойственное Приуралью на всем его протяжении—

<sup>1</sup> Пользуюсь случаем поблагодарить товарищей за разрешение опубликовать эти сведения.

от Северного до Южного Урала. Освещение этого явления в части оценки ботанико-географического значения степных форм, как реликтовых, было дано в свое время для Зауралья Гордьягиным (3).

Мы пока умышленно оставляем в стороне вопрос о происхождении этой своеобразной флоры и воздерживаемся от разбора относящихся сюда фактов флористики, предполагая сделать это несколько позже для Среднего Урала в целом. Сейчас ограничимся лишь характеристикой местообитаний *Dryas punctata* Juz. Эта характеристика может быть полезной для ботанико-географической оценки нахождения дриады в Западном Приуралье.

Познакомимся с местонахождениями ее на гипсах Лунежских (Полазненских) „гор“ в долине Камы и на гипсах Сироловой „горы“<sup>1</sup> и на известняках камня Плакун в долине реки Чусовой.

Полазненские „горы“ представляют собой левый, коренной берег долины Камы, подмываемый во время половодья и поэтому крутой и обнаженный. Он располагается по вогнутой стороне меандра Камы, между заводом Добрянкой и Полазной. Экспозиция склона — север и северо-запад. Высота берега, примерно 30—35 м, угол склона 40—45°.

Береговой разрез близ Полазненской пристани имеет следующее строение

СРс Белый гипс, образующий скалу.

Оолитовый известняк.

Белый гипс.

Осыпь светлосерого известняка с гипсом.

Ангидрит.

Осыпь.

Ноздреватый светлосерый известняк до уровня реки (Краснопольский, II, стр. 55).

Берег в своей верхней части, до карниза обрыва, покрыт хвойным лесом преимущественно сосновым, местами с большой примесью ели — *Picea obovata* Ledb. и отдельными экземплярами лиственницы, *Larix sibirica* Ledb. В нижней, более пологой части склона берега, у основания осыпей, узкой каймой протянулись заросли серой ольхи и ивняка.

Кое-где лес спускается почти до основания берега. В этом случае склон последнего более пологий.

Сиролова „гора“ на реке Чусовой представляет полную аналогию описанным; она выше (40—50 м) и круче (угол 60°) и, вследствие этого, обнажения у нее развиты значительно сильнее, чем у Полазненских. По карнизу обрыва сосняк, ниже его откос с углом до 90°, почти лишенный растительности; откос книзу переходит в сравнительно пологую нижнюю часть склона с осыпями, тоже в большинстве случаев безлесную. Экспозиция — северная.

В откосах Сироловой „горы“ обозначаются следующие породы пермокарбона.

СРс Белый мелкозернистый гипс — до 40 м.

Светлосерый тонкослоистый известняк.

Белый оолит.

Серый известняк ноздреватый.

Осыпь известняка и гипса.

Ангидрит до уровня реки — 5 м. (Краснопольский, II, стр. 132)

Обнажения откосов коренных берегов являются, безусловно, естественными. Они не связаны с деятельностью человека, а развились в результате боковой эрозии коренного берега рекой, выветривания слагающих его пород, осыпания и поверхностного смыва продуктов выветривания с образованием осыпей и нагромождения крупного обломочного материала у основания берега. Только „укати“ представляют собой просеки на облесенных коренных берегах, предназначенные для скатывания бревен к реке во время сплава. Нет основания отрицать возможность существования подобных же обнаже-

<sup>1</sup> У Игошиной эта „гора“ называется Соколей, но в путеводителе по Чусовой (19) и у местного населения она носит название Сироловой.



ний коренных берегов в прошлом. Эти обнажения должны быть столь же древними, как и долины. Здесь могли существовать „горные сосняки“ Литвинова (16, 17), хотя это совершенно гадательно. Здесь могли найти себе приют остатки приледниковой флоры после отступления ледника и потепления климата. Здесь же, наконец, могли сохраниться остатки степной флоры. Эта предполагаемая, но не доказанная древность долинных береговых обнажений, обусловленная боковой эрозией реки, омолаживающей их, является одним из возможных условий аккумуляции на этих обнажениях элементов флор, распространенных в Западном Приуралье в предшествующие периоды.



Рис. 1. Ковер *Dryas punctata* Juz. на обнажениях гипса Сироловой (Сокольей) „горы“ в дол. р. Чусовой.

Наиболее интересным представителем аркто-альпийской флоры является, бесспорно, *Dryas punctata* Juz. Условия местообитания ее на Полазненских и Сироловой „горах“ одинаковы. Она здесь широко распространена, встречается повсюду в очень большом количестве и является характернейшим растением обнажений гипса. Экологическая амплитуда ее довольно широка. Дриада образует плотные подушки и дает на замшелых гипсах сплошной ковер низкорослой растительности (рис. 1). Чаше шпалерные кустики ее стелются по гипсу, свисая прядями по склону. Она прекрасно развивается на рухляке выветривания гипса, укореняется в щелях прочной невыветрившейся породы. Изредка дриада встречается даже в разреженном ельнике по склону в виде небольших кустиков по моховому ковру из мхов—*Entodon Schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrum* и *Hylocomium proliferum*.

В данном случае очевидно, что она является посторонним элементом в ассоциации елового леса.

Характерно неравномерное распределение дриады на обнажениях,—отсутствуя на отдельных участках их, она на соседних встречается в массовом

количестве. В полосе затопления водами половодья—по берегу и в нижней части склона—дриада отсутствует. Ее отдельные кустики начинают попадаться примерно на высоте 5—7 м и обильно встречаются на высоте 10—30 м над уровнем реки.

Шпалерные кустики ее обычно имеют длину 15—30 см, достигая в некоторых случаях до 50—60 см.

Дриада обильно цветет и плодоносит. Период цветения ее растянут, и еще в конце июля и начале августа можно наблюдать отдельные цветущие экземпляры ее.

Растения на обнажениях гипсов произрастают, по большей части, отдельными изолированными особями или небольшими группами. Поэтому здесь нельзя говорить о фитоценозах в обычном смысле. На карнизах растет группами *Agropyrum reflexiaristatum* Nevski. На площадках и по склону вместе с *Dryas punctata* Juz. обычны следующие растения: *Aster alpinus* L., *Chrysanthemum sibiricum* Fisch., *Thymus asiaticus* Serg., *Carex alba* Scop., *Campanula rotundifolia* L., *Parnassia palustris* L., *Festuca rubra* L.

В затененных местах появляется *Cortusa Matthioli* L.

Иногда вместе с дриадой встречается *Salix hastata* L. и *Salix pyrolifolia* Led. Кое-где на карнизах, площадках и по осыпям отдельными экземплярами разбросаны молодые сосенки, кустики малины и ракитника (*Cytisus ratisbonensis* Schaeff.), березки (*Betula pubescens* Ehrh.).

Однако определенных и выработанных ассоциаций, в состав которых входила бы дриада, установить здесь, повидимому, нельзя.

Камень Плакун (Боюн) расположен на левом берегу реки Чусовой. Он состоит из двух скал высотой до 50 м.

Эти скалы в нижней части представляют собой совершенно отвесную и недоступную стену известняка.

В верхней части они разбиты на отдельные уступы и имеют карнизы. Склоны между ступеньками уступов круты. Экспозиция северная.

На уступах скал и по склонам их селится ельник. На уступах ель достигает крупных размеров, 18—20 м высоты, а по склонам она мельче.

В ельнике нет сильного затенения, так как ели, произрастая на ступенчатых уступах и по крутому склону, не образуют сомкнутого древесного полога. В таком ельнике, на вершине одной из скал камня Плакун, и была найдена *Dryas punctata* Juz. Обнажения известняка в ельнике покрыты моховым ковром из *Rhytidiadelphus triquetrum*, *Entodon Schreberi*, *Hylocomium proliferum*. При описании пробной площадки на уступе камня был составлен следующий список.

#### Деревья и кустарники

<i>Picea obovata</i> Ledb. . . . .	4
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. . . . .	1
<i>Cytisus ratisbonensis</i> Schaeff	
<i>Sambucus racemosa</i> L.	

#### Злаки

<i>Poa nemoralis</i> L. . . . .	2
---------------------------------	---

#### Осоки

<i>Carex alba</i> Scop. . . . .	3
<i>Carex digitata</i> L.	

#### Папоротники

<i>Asplenium viride</i> Huds.	
<i>Dryopteris Robertiana</i> C. Christ . . . . .	1

#### Прочие

<i>Dryas punctata</i> Juz. . . . .	3
<i>Chrysanthemum sibiricum</i> Fisch. . . . .	2
<i>Cortusa Matthioli</i> L. . . . .	2
<i>Thymus asiaticus</i> Serg. . . . .	1
<i>Saussurea discolor</i> DC. . . . .	2
<i>Bupleurum multinerve</i> DC. . . . .	2
<i>Galium boreale</i> L. . . . .	1
<i>Campanula rotundifolia</i> L. . . . .	1
<i>Thalictrum foetidum</i> var.	
<i>genuinum</i> Ryl. . . . .	1
<i>Libanotis sibirica</i> C. A. Mey. . . . .	ed.
<i>Parnassia palustris</i> L. . . . .	ed.

Дриада растет здесь на моховом ковре карнизов отдельными довольно многочисленными экземплярами. В непосредственной близости от описанной площадки растет уже обычная травянистая растительность елового леса—*V. vitis idaea* L., *Majanthemum bifolium* D. C., *Linnaea borealis* L. и т. д.

На Куликовских „горах“, на реке Чусовой, дриада мной не найдена, хотя и указывалась Даниловой.

## ФЛОРА

местонахождений *Dryas punctata* Juz. на гипсах и известняках  
Западного Приуралья

Название растений	Р. Кама. Гипсы. Лу- нежские „горы“ (Полазна)	Р. Чусовая. Гипсы. Сиролова „гора“	Р. Чусовая. Известняки. Камский Плакун (Бокун)
× <i>Dryopteris Robertiana</i> (Hoffm.) C. Christ. . . . .	—	—	+ <sup>1</sup>
<i>Asplenium viride</i> Huds. . . . .	—	—	+
<i>Woodsia glabella</i> R. Br. . . . .	—	—	+
<i>Cystopteris fragilis</i> Bernh. v. <i>anthriscifolia</i> Koch. . . . .	+	—	+ <sup>1</sup>
× <i>Athyrium crenatum</i> (Somm.) Rupr. . . . .	—	—	—
= <i>Equisetum arvense</i> L. . . . .	+	—	—
○ <i>Larix sibirica</i> Ledb. . . . .	+	—	—
○ <i>Pinus silvestris</i> L. . . . .	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>
<i>Picea obovata</i> Ledb. . . . .	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>	+
×× <i>Agropyrum reflexiaristatum</i> Nevski . . . . .	+	+	—
×× <i>Festuca rubra</i> L. . . . .	+	—	—
×× <i>Poa nemoralis</i> L. . . . .	—	+	+
×× <i>Carex alba</i> Scop. . . . .	+	+	+
× <i>Carex digitata</i> L. . . . .	+	+	+
○ <i>Majanthemum bifolium</i> D. C. . . . .	—	—	+
× <i>Allium schoenoprasum</i> L. . . . .	—	—	+
× <i>Epipactis atropurpurea</i> Raf. . . . .	+	—	—
× <i>Betula pubescens</i> Ehrh. . . . .	+	+	+
= <i>Alnus incana</i> Willd. . . . .	—	—	—
× <i>Salix hastata</i> L. . . . .	+	+	—
× <i>Salix pyrolifolia</i> Ledb. . . . .	—	+	—
= <i>Populus tremula</i> L. . . . .	+ <sup>1</sup>	—	—
× <i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh. . . . .	+	—	—
<i>Stellaria Bungeana</i> Fenzl. . . . .	+	—	—
× <i>Cerastium caespitosum</i> Gilib. . . . .	+	—	—
<i>Minuartia Helmii</i> (Fisch.) Schischk. . . . .	—	—	+
= <i>Thalictrum flavum</i> L. . . . .	+	—	—
× <i>Thalictrum foetidum</i> L. v. <i>genuinum</i> Rgl. . . . .	—	—	+
<i>Adonis sibirica</i> Patr. . . . .	+	—	—
<i>Atragene sibirica</i> L. . . . .	—	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>
× <i>Corydalis capnoides</i> Koch. . . . .	+	—	—
× <i>Sedum telephium</i> L. . . . .	—	—	+
<i>Saxifraga cernua</i> L. . . . .	—	—	+
× <i>Parnassia palustris</i> L. . . . .	+	+	+
×× <i>Dryas punctata</i> Juz. . . . .	+	+	+
× <i>Spiraea media</i> Schmidt . . . . .	—	—	+
= <i>Rubus idaeus</i> L. . . . .	—	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>
= <i>Rosa acicularis</i> Lindl. . . . .	—	—	+ <sup>1</sup>
× <i>Astragalus danicus</i> Retz. . . . .	+	+	—
× <i>Vicia silvatica</i> L. . . . .	—	+	—
× <i>Cytisus ratisbonensis</i> Schaeff. . . . .	+	+	+

Название растений	Р. Кама. Гипсы. Лу- нежские "горы" (Полазна)	Р. Чусовая. Гипсы. Сиролова "гора"	Р. Чусовая. Известняки. Камский Плакун (Бокун)
= <i>Polygala comosa</i> Schkuhr. . . . .	+	—	—
× <i>Viola hirta</i> L. . . . .	—	+	—
× <i>Viola Maurittii</i> Tepl. . . . .	—	—	+
× <i>Libanotis sibirica</i> C. A. Mey. . . . .	—	—	+
× <i>Libanotis montana</i> All. . . . .	+	—	—
<i>Conioselinum vaginatum</i> (Spreng.) Thell. . . . .	—	—	+ <sup>1</sup>
× <i>Bupleurum multinerve</i> D. C. . . . .	—	—	+
= <i>Cornus tatarica</i> Moll. . . . .	+	—	—
О <i>Vaccinium vitis idaea</i> L. . . . .	—	—	+
× <i>Arctostaphylos uva ursi</i> Spr. . . . .	+	—	—
О <i>Pirola secunda</i> L. . . . .	—	—	+ <sup>1</sup>
<i>Cortusa Matthioli</i> L. . . . .	+	+	+
×× <i>Thymus asiaticus</i> Serg. . . . .	+	+	+
× <i>Euphrasia tatarica</i> Fisch. . . . .	+	+	—
×× <i>Castilleja pallida</i> (L.) Kunth. . . . .	+	+	—
× <i>Galium boreale</i> L. . . . .	+	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>
× <i>Galium verum</i> L. . . . .	+	—	—
О <i>Linnaea borealis</i> L. . . . .	—	—	+
<i>Sambucus racemosa</i> . . . . .	—	—	+
<i>Adoxa moschatellina</i> L. . . . .	—	—	+
<i>Valeriana wolgensis</i> Kascw. . . . .	—	—	+
× <i>Campanula rotundifolia</i> L. . . . .	+	+	+
× <i>Campanula linifolia</i> Lam. . . . .	+	—	—
×× <i>Chrysanthemum sibiricum</i> Fisch. . . . .	+	+	+
×× <i>Aster alpinus</i> L. . . . .	+	+	+
× <i>Scorzonera austriaca</i> Willd. . . . .	+	—	—
× <i>Mulgedium hispidum</i> DC. . . . .	+	—	—
= <i>Mulgedium sibiricum</i> Less. . . . .	+	—	—
× <i>Saussurea discolor</i> DC. . . . .	—	—	+
× <i>Hieracium virosum</i> Pall. . . . .	+	—	—
О <i>Solidago virga aurea</i> L. . . . .	—	—	+ <sup>1</sup>
× <i>Senecio campestris</i> DC. . . . .	—	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>

Условные знаки в этом списке обозначают следующее:

- — присутствие вида в данном местонахождении;
- × — растения, встречающиеся в небольшом количестве на осыпях, скалах, карнизах, склонах и уступах, иногда облесенных;
- ×× — растения, встречающиеся в тех же условиях, но в большом количестве;
- || — растения, произрастающие в тенистых и прохладных местах — в нишах и расщелинах скал;
- == — растения, встречающиеся в нижней части обнажений и для последних не характерные;
- О — боровые виды лесов;
- <sup>1</sup> растения, для которых отсутствует гербарный материал, указываемые по записям.

На гипсах в долине Сылвы дриада, бесспорно, есть, так как в Ботаническом кабинете Пермского университета имелся гербарный экземпляр ее, привезенный оттуда.

При исследовании флоры гипсов Сылвы не удалось, к сожалению, посетить то место, для которого была указана дриада. На основе отдельных описаний составлен список флоры местонахождений *Dryas punctata* Juz., приводимый ниже. Этот список неполон: он относится, преимущественно, к обнажениям. Однако и в таком виде он дает достаточно полное представление о флоре местонахождений дриады.

Наблюдения над условиями местообитания *Dryas punctata* Juz. в западном Приуралье приводят к заключению, что наиболее вероятной причиной, благоприятствующей произрастанию ее на гипсах и известняках, является микроклимат последних. В самом деле, все известные местонахождения дриады в Западном Приуралье приурочены к обнажениям исключительно только северной или близкой к ней экспозиции.

Кроме того, неоднократно приходилось отмечать, что такие альпийские растения, как *Saxifraga cernua* L., *Saxifraga caespitosa* L., *Saxifraga punctata* L. и другие, встречаются, как и дриада, только на известняковых обнажениях, экспонированных на север.

Даже в жаркие часы дня, обращенные на север обнажения известняков и гипсов всегда бывают холодными.

На Сироловой „горе“ имеется глубокая ниша, засыпанная обломками камней, в которой в сентябре 1935 г. мы наблюдали остатки прошлогоднего снега.

Возможно, конечно, что и другие причины, например кальцифильность дриады, наличие физиологической сухости и т. д., здесь играют роль.

Необходимы специальные экологические и, в первую очередь, микроклиматические исследования для объяснения изучаемого явления.

Факт нахождения *Dryas punctata* и других аркто-альпийских элементов на известняках и гипсах Западного Приуралья требует не только экологического освещения, но должен быть подвергнут обсуждению и в ботанико-географическом отношении.

Ботанико-географическая трактовка этого факта возможна в двух направлениях.

1. Дриада и сопутствующие ей альпийские растения появились здесь в результате современного заноса с Уральского хребта.

2. Местонахождения дриады и других альпийских растений являются реликтовыми. Эти растения сохранились здесь до наших дней от ледникового периода.

Первое предположение, допускающее современную миграцию указанных растений, нам кажется мало вероятным. Занос семян и плодов дриады и других альпийских видов может осуществляться или реками или ветрами.

И в том и в другом случае следует ожидать, что вероятность заноса должна увеличиваться по мере приближения к хребту, и, следовательно, вблизи последнего местонахождения дриады должны встречаться чаще, чем в удалении от него.

В действительности, однако, этого не наблюдается. Исследования флоры известняков и гипсов, произведенные в долинах Вишеры, Косьвы, Чусовой, Сылвы и Уфы не обнаружили новых местонахождений дриады в области западных предгорий Урала. Таким образом между альпийской областью Урала и изолированными местонахождениями дриады в Западном Приуралье имеется, хотя и небольшой, разрыв. Занос плодов дриады левобережными притоками Камы, берущими свое начало с Уральского хребта, нельзя допустить еще и потому, что, как указывалось, дриада отсутствует в затопляемой водами половодья полосе обнажений.

Дриада является типичным анемохором. Тем не менее к заносу ее плодов ветром на такие большие расстояния, как 150—180 км, следует относиться весьма осторожно, во всяком случае его нельзя считать ни вероятным ни доказанным.

Второе предположение — о реликтовом характере местонахождений дриады — более вероятно.

Как известно, для Западного Приуралья и Печорской низменности установлено наличие двух оледенений — рисского и вюрмского, причем первое по своим размерам было более значительным, чем второе (Варсановьева, 1).

В области западных предгорий Северного Урала был развит самостоятельный ледниковый покров, питавшийся льдами Полярного Урала, Пай-Хоя, Новой Земли и Северного Тимана. Это оледенение Варсановьева относит к рисской эпохе.

Кроме того, в горной области Северного Урала в рисскую эпоху были развиты ледники скандинавского типа, а местами и альпийские ледники.

Поскольку в районе исследований Варсановьевой (124 лист.) верхняя вюрмская морена почти нигде не вскрыта в обнажениях, трудно говорить пока о южных границах вюрмского оледенения. В горах в это время были развиты каровые ледники и небольшие ледники альпийского или скандинавского типов (Варсановьева, 1, стр. 89).

На Западном склоне Среднего Урала, в северозападной части Нязе-Петровского района, Усовой (24) отмечены ледниковые отложения с валунами местных пород, относимые автором к периоду развития альпийского оледенения вюрмской эпохи.

Наконец на карте четвертичных отложений южная граница распространения валунов и ледниковых отложений проведена по р. Обве, правому притоку Камы (14).

Флювиогляциальные отложения и отложения приледниковых разливов отмечены еще южнее.

Все сказанное позволяет предполагать значительно большее развитие и распространение к югу ледниковых явлений, чем это допускалось раньше. Поэтому понятной является попытка Гроссета (4, 5) пересмотреть заново и в полном объеме вопрос о возрасте реликтовой флоры. Концепция Гроссета ревизует старое и общепринятое представление о Южном Урале как об одном из центров консервирования третичных (плиоценовых) реликтов широколиственных лесов между Карпатами и Алтаем (Лавренко, 15) — и о возрасте уральских доледниковых реликтов, указанных Коржинским (10), Крашенинниковым (14, 13), Ильиным (8), Сюзевым (22) и т. д.

Как известно, некоторые из этих доледниковых реликтов встречаются не только на Южном Урале, но значительно дальше заходят на север, в область Среднего Урала, например *Mulgedium hispidum* D. C., *Sanicula europaea* L., *Cardamine macrophylla* W., *Adonis sibirica* Patr., *Vicia multicaulis* Ledeb. и др.

Эти северные местонахождения, относимые Гроссетом к теплomu периоду послевюрмской эпохи, образовавшиеся в результате уже послеледниковой миграции и находящиеся в перигляциальной и гляциальной области, не противоречат, следовательно, представлению о более южном распространении ледников.

Приведенные литературные данные о распространении ледника на Северном и Среднем Урале позволяют думать, что вся ледниковая растительность была уничтожена здесь во время ледникового периода.

Следует предполагать, что в Приуралье на окраине ледника была развита ледниковая, может быть дриадовая флора.

Еще Коржинский указывал, что „понижение температуры, несомненно имевшее место в ледниковый период, могло действительно уничтожить на Северном и даже Среднем Урале древнюю растительность, заменив ее исключительно арктическими формами“.

Общая ситуация вопроса рисуется, следовательно, таким образом, что существование ледниковых реликтов является здесь не только возможным, но даже весьма вероятным и необходимым.

По Егорову (6) в Западном Приуралье в момент отступления и таяния ледника существовал обширный приледниковый пресноводный бассейн, ограниченный на западе южными отрогами Вятских увалов, на западе — отрогами Урала и на юге — Уфимским плато. Отложениями этого бассейна являются покровные суглинки и супеси, развитые на водораздельных пространствах. Прикамья.

Возможность сохранения доледниковой растительности в указанной области, следовательно, исключена.

Позднее этот бассейн, вследствие прорыва препятствия где-то на юго-западе, получил сток. Мощные потоки воды, устремившиеся к югу, выработали коридорообразную долину. Коренные берега долины Камы и представляют собой берега этого коридора.

После осушения приледникового бассейна освобожденные из-под его вод пространства заселялись растительностью. Естественное всего допустить, что эта растительность пришла с Урала и характеризовалась дриадовой флорой (арктический период). При последующих колебаниях климата и заселении страны лесной растительностью дриадовая флора исчезла. Дриада и некоторые другие альпийцы сохранились на гипсах и известняках в силу причин, ближе пока не изученных (микроклимат, химизм и физические свойства субстраты, условия конкуренции с другими видами и т. д.).

Мы рассматриваем *Dryas punctata* Juz. в Западном Приуралье как древнего мигранта с Урала и считаем ее местонахождения реликтовыми, сохранившимися здесь от самого начала послеледникового времени.

Термин „древний мигрант“ употребляется нами с целью подчеркнуть недостаточную удаленность ее местонахождений от альпийской области Урала, в отличие от реликтов в обычном смысле, характеризующихся резко выраженным hiatus'ом ареала.

Не будет, однако, большой ошибкой назвать дриаду ледниковым реликтом.

Сюзев (23) и Игошина (7) также оценивали дриаду как реликт. Реликтовые местонахождения *Dryas octopetala* L. указываются, кроме того, Федоровым (25) для Пинегии, Говорухиным (2) — для Ылыча.

Федоровы рассматривают Пинежскую флору как реликт тундрово-степной фазы развития растительного покрова, а Говорухин и другие квалифицируют дриаду в качестве ледникового реликта.

Таким образом в настоящее время на территории СССР известно уже четыре реликтовых местонахождения дриады. Вопрос о ледниковых реликтах для Западного Приуралья и Среднего Урала разработан совершенно недостаточно. Между тем на основании изложенных выше соображений можно ожидать здесь наличия целой свиты ледниковых реликтов.

Можно утверждать, что проблема ледниковых реликтов является одной из важнейших проблем исторической географии растений Урала, изучение которой должно пролить свет на историю его флоры.

### Литература

1. Варсонофьева В. А. О следах оледенения на Северном Урале. Труды Комиссии по изучению четвертичного периода, т. III, вып. 2, 1934.
2. Говорухин В. С. Растительность бассейна р. Ылыча (Сев. Урал). Труды О-ва изуч. Урала, Сибири и Д. Востока, т. I, вып. 1, 1929.
3. Гордягин А. Я. Растительность известковых скал на р. Туре в Пермской губ. Труды Об-ва естеств. при Казанском ун-те, т. XXVIII, вып. 2, 1895.
4. Гроссет Г. Некоторые соображения относительно генезиса растительности и почв лесостепи Восточной Европы. Землеведение, т. XXXV, вып. 4, 1933.
5. Гроссет Г. О возрасте реликтовой флоры равнинной Европейской части СССР. Землеведение, т. XXXVII, вып. 3, 1935.
6. Егоров С. Г. Геоморфологические исследования в долине Камы на участке Пермь-Соликамск. (Рукописный отчет.) — 7. Игошина К. Н. Некоторые дополнения к флоре Западного Приуралья. Изв. Биол. н.-и. инст. при ПГУ, т. IV, вып. 5, 1925.
8. Ильин М. М. К реликтовой флоре Южного Урала. Изв. Гл. бот. сада, т. XXI, вып. 1, 1921.
9. Козо-Полянский Б. А. В стране живых ископаемых. Учпедгиз, 1930.
10. Коржинский С. Следы древней растительности на Урале. Изв. Акад. Наук, т. I, вып. 1, 1894.
11. Краснопольский А. Геологические

исследования на Западном склоне Урала. Общая геолог. карта России. Лист 126. Труды Геолог. ком., т. XI, вып. 1, 1889.—12. Крашенинников И. М. Из истории развития ландшафтов Южного Урала. Ленинград 1927.—13. Крашенинников И. М. Ботанико-географические группировки и геоморфология Южного Урала в их взаимной связи. Журнал Новочеркасского отд. Р. Б. О., т. I, вып. 1. 1919.—14. Карта четвертичных отложений Европейской части СССР. 1932.—15. Лавренко Е. М. Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. Ж. Р. Б. О., т. XV, вып. 4, 1930.—16. Литвинов Д. И. О реликтовом характере флоры каменистых склонов Европейской России. Тр. Бот. музея Ак. Наук, вып. 1, 1902.—17. Литвинов Д. И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России. 1891.—18. Ревердатто В. В. Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей. Тр. Томского ун-та, т. 86, 1934.—19. Река Чусовая (Путеводитель). Свердловск, 1936.—20. Сочава В. Б. О происхождении ареалов некоторых растений Уральской флоры. Журн. Русск. Ботан. о-ва, т. XIV, вып. 3, 1929.—21. Сюзев П. Б. Конспект флоры Урала 1912.—22. Сюзев П. В. О находке *Anemone reflexa* Steph. в окрестностях Перми. Изв. Гл. бот. сада, т. XXII, вып. 1, 1922.—23. Сюзев П. В. О флоре Среднего Урала. Дневник I Всероссийского съезда ботаников в Петрограде в 1921 г.—24. Усова А. О следах оледенения в Северо-Западной части Нязе-Петровского района западного склона Среднего Урала. Труды Комиссии по изуч. четвертичного периода, т. II, 1932.—25. Федоровы Ал. и Андр. К вопросу о реликтовом характере аркто-альпийских и степных растений Пинежской флоры. Труды Ленингр. общ. естествоисп. т. I, вып. 3. 1929.—26. Юзепчук С. В. К систематике рода *Dryas* L. Изв. Гл. бот. сада, т. XXVII, вып. 3—4, 1929.

### A. N. PONOMAREV

#### On the stations of *Dryas punctata* Juz. in the western foothills of the Ural Mountain Range

#### Summary

In the western foothills of the Ural, in the valleys of the rivers Kama, Chusovaia, Sylva, *Dryas punctata* Juz. is known to have four isolated stations at an approximate distance of 150 kms from the Ural Mountain Range.

*Dryas punctata* Juz. grows there together with a number of mountain, mountain steppe, and alpine species on gypsum and limestone outcrops with northern exposition (rocks, talis, rubble etc.). It is also to be found in spruce forests on limestone rocks.

Apparently the microclimate and possibly the chemical properties of the substratum favour the growth of *Dryas punctata* Juz. in the western foothills of the Ural Range, outside the alpine mountain zone.

Its stations in the western foothills of the Ural Mountain Range bear, in the author's opinion, the character of a relict, while *Dryas punctata* itself should be considered an ancient migrant which came down from the mountains either during the glacial period, or at the very beginning of the postglacial era.



## ЛЕСКОВ А. И., Ю. П. ЮДИН и Н. В. ДЫЛИС

### Материалы к флоре Печорского края

(Получено 10/V 1937)

Печорская экспедиция Ботанического Института Академии Наук СССР в 1934 и 1936 г. исследовала в геоботаническом и флористическом отношениях левобережную часть бассейна р. Печоры, которая была до последнего времени для ботаников terra incognita. Материалы, собранные экспедицией<sup>1</sup> о флоре этой малоизученной страны, содержат значительное количество новых данных о распространении растений, имеющих на северо-востоке Европы островной характер обитания.

Детали распространения этих растений имеют несомненный интерес, особенно при разрешении вопросов истории флоры. Это побуждает нас опубликовать настоящую заметку, содержащую список растений, распространение которых, в пределах изученной нами территории, имеет островной характер. Для видов более редких указано нами и общее распространение их по области („Флора Северного края“ И. А. Перфильева.)

1. *Asplenium ruta muraria* L. Низовья р. Седью на осыпях и склонах. Распространен на Урале, кроме того отмечается Перфильевым (1934, стр. 46) для Средней Печоры.

2. *Asplenium viride* Huds. По известнякам на р. Сойве и р. Пижме между д. Левкиной и р. Умбой. Указывается для Урала (Перфильев 1934, стр. 46) и г. Брусной (Иваницкий 1883, стр. 112).

3. *Cystopteris Dieckiana* Sims. На известняках по р. Кожве, а также по р. Цильме на склонах Щекиных гор. Повидимому, растение довольно обычное на известняках Северного края, но ранее смешивалось с *C. fragilis* Bernh.

4. *Cryptogramma Stelleri* R. Br. На известняках по р. Кожве, Сойве и Ухте. Обычное растение на склонах Печорского Урала и Предуралья. На Кожве отмечено Савенковым (1913, стр. 168).

5. *Dryopteris Robertiana* C. Christ. По известнякам на реках Сойве, Кожве, Мыле. В пределах Северного края известна с известняков р. Пинеги, Сотки и Вельсы (Перфильев 1934, стр. 45; Поле 1907, стр. 27; Федорова 1929, стр. 88).

6. *Woodsia glabella* R. Br. На известняках по р. Кожве, Сойве, Ухте, Черь-Ижемской и в низовьях р. Седью. На р. Кожве указывалось Савенковым (1913, стр. 168), кроме того известно с известняков Усть-Пинеги (Перфильев 1934, стр. 43) и довольно обычна на скалах по Уралу и Печорскому Предуралью (Поле 1907, стр. 27; Шенников 1923, стр. 183 и др.).

7. *Lycopodium alpinum* L. Безлесная долина ручья между рекой Лыжей и болотом Ольговей-нюр. Известен только для тундр и вершин Урала (Перфильев 1934, стр. 51). Интересно, что это изолированное местонахождение *L. alpinum* не связано с известняками, на которых обычно концентрируются арктоальпийские виды.

<sup>1</sup> В настоящей статье использованы материалы Ухтинского отряда — Н. В. Дылиса, Цилемского — Е. А. Дояренко, Троицко-Печерского — Ю. П. Юдина, Ижемского — Н. В. Дылиса и Кожво-Печерского — А. И. Лескова.

8. *Koeleria glauca* DC. На известняках по р. Кожве. Отмечается также для р. Пинеги, где была встречена Устрецким (1905, стр. 224) около с. Кулойского.

9. *Poa glauca* Vahl. На известковых осыпях по р. Седь-ю. Перфильев указывает *P. glauca* (1934, стр. 91) только для Урала и Сев. Тимана.

10. *Poa Tanfiljewi* Roshev. На известняках по р. Ухте. Описана Р. Ю. Рожевицем по экземплярам А. А. Дедова из района Северного Тимана (Флора СССР, т. II, стр. 413). Наше местонахождение является вторым для этого вида.

11. *Carex alpina* Sw. На известняках по р. Сойве. Растение довольно обычное на Урале и в Предуралье, но лишь спорадически встречающееся к Западу от Печоры (Перфильев 1934, стр. 114).

12. *Tofieldia palustris* Huds. На известняках по р. Сойве. Растение довольно обычное в тундрах, на Урале и в Предуралье (Перфильев 1934, стр. 144). К западу от Печоры известно только несколько изолированных местонахождений на известняках по р. Пинеге, Сотке и Кулою (Устрецкий 1905, стр. 225; Поле 1902, стр. 233).

13. *Epipactis atrorubens* Schult. На известняках по р. Сойве, Кожве, Цильме (выше устья р. Мылы). В Северном крае встречается только на известняках, указано для р. Пинеги (Федоровы 1929, стр. 86 и Устрецкий 1905, стр. 225); Устюга [Иваницкий (Ivanitsky) 1890, стр. 344; Иваницкий 1894, стр. 100; Шенников 1914, стр. 43]; Тимана, Предуралья (Поле 1907, стр. 36; Перфильев 1936, стр. 157) для Ваги и др. Растение с типичным островным ареалом распространения.

14. *Salix myrsinites* L. По р. Цильме на ключевом болоте; низинное болото по среднему течению р. Кожвы. *S. myrsinites* обычнейшее растение в лесотундровых и тундровых районах. Наши местонахождения имеют островной характер, подобно местонахождениям в Вельском районе (Перфильев 1936 г.).

15. *Salix reticulata* L. На известняках по р. Пижме, выше дер. Верховской. Обычное растение для тундровых и лесотундровых районов (Перфильев 1935, стр. 26), а также для Урала. В лесной области известна с известняков р. Пинеги (Федоровы 1929, стр. 92), р. Сотки (Поле 1902, стр. 233) и Сояны (Перфильев 1936, стр. 26).

16. *Minuartia verna* (L.) На известняках по рр. Сойве, Кожве и Пижме. В пределах Северного края имеет островной характер распространения (см. Перфильев 1936, стр. 91).

17. *Silene graminifolia* Otth. На известняковых осыпях по р. Кожве. Указана в пределах Северного края для о. Колгуева, Северного Тимана, Урала и Предуралья (Перфильев 1936, стр. 99).

18. *Adonis apennina* L. v. *sibirica* Ledeb. В лиственничном лесу в верховьях р. Вычегды у устья ручья Вёриоль. Растение с островным распространением, указано для Пинеги, Верхней Печоры, Косматовки (приток Выми), р. Ылыча (Перфильев 1936, стр. 130).

19. *Anemone silvestris* L. На известняках по р. Кожве, Пижме и на р. Ижме у с. Порожского. В Северном крае имеет островной характер распространения. Отмечена для многих пунктов Северного края (Перфильев 1936, стр. 116). Наше местонахождение (Кожва) лежит несколько севернее границы распространения, проводимой И. А. Перфильевым (1-с.).

20. *Corydalis capnoides* Koch. По склонам к р. Сойве в елово-березовых лесах и в лиственничном лесу по р. Седь-ю. Ближайшие местонахождения этого вида на р. Вычегде (Серегово) и на юге бывш. Никольского уезда Вологодской губ. (Иваницкий 1894, стр. 213 и Перфильев 1936, стр. 132).

21. *Papaver lapponicum* (A. Tolm.) Nordh. ssp. *jugoricum* A. Tolm. Известны по р. Пижме, выше дер. Верховской. Ближайшее местонахождение этого вида — восток Большеземельской тундры Пайхой, Полярный Урал (Перфильев 1936, стр. 131).

22. *Arabis hirsuta* Scop. Известняки в низовьях р. Седь-ю. Растение спорадически встречающееся в лесной области Северного края, преимущественно в Двинском бассейне (Перфильев 1936, стр. 154). Ближайшее местонахождение по р. Сойве. Широко распространенное растение в приморских тундрах, на Урале и спорадически — в Предуралье. Наше местонахождение является островным; ближайшее местонахождение г. Медвежий камень в верховьях Печоры (Шенников 1932, 186).

23. *Sedum rhodiola* DC. По известнякам на р. Сойве. Широко распространенное растение в приморских тундрах, на Урале и спорадически в Предуралье; наше местонахождение является островным; ближайшее местонахождение г. Медвежий камень в верховьях Печоры (Шенников 1923, стр. 186).

24. *Saxifraga caespitosa* L. На выходе известняка по рр. Сойве, Кожве, Пижме, Мыле и Цильме (песчаники у Железных ворот). В пределах левого бережья р. Печоры отмечены также для г. Брусной на р. Соплас (Иваницкий 1883, стр. 50). Область больше или менее сплошного распространения этого вида охватывает в пределах Северного края — Урал и тундровые районы.

25. *Saxifraga nivalis* L. Известняки по рр. Кожве, Пижме и Цильме (песчаники у Железных ворот). Распространен подобно предыдущему.

26. *Cotoneaster uniflora* Bunge. По рр. Кожве, Мыле и Цильме на выходах известняка, песчаники, реже по склонам борových террас. Спорадически встречается от Урала до Кольского полуострова и Северной Норвегии включительно.

27. *Dryas octopetala* L. На известняках по рр. Сойве и Мыле. На равнинах лесной части края носит островной характер распространения. Известно на Пинеге (Перфильев 1936, стр. 189; Федоровы 1929, стр. 86; Устеецкий 1905, стр. 230; Поле 1902, стр. 233), но довольно обычна в Большеземельской тундре и на Урале.

28. *Potentilla nivea* L. Известняки по рр. Сойве, Кожве, Ухте, Седь-ю и Цильме (песчаники). Отмечена была ранее для р. Ухты (Федченко, 1898, стр. 7); более часто встречается, повидимому, на Урале (Перфильев 1936, стр. 178).

29. *Astragalus frigidus* (L.) Bunge. На коренном берегу (размытая морена) р. М. Терехвей (приток р. Лыжи), довольно часто по известнякам на рр. Ухте, Седь-ю и Черь-Ижемская. Растение с островным характером распространения, чаще встречается в тундровых районах. В лесной части края известен с рр. Мезени, Ижемы, Ылыча (Перфильев 1936, стр. 202), р. Кулоя (Поле 1902, стр. 233), Ухты (Федченко 1898, стр. 6).

30. *Astragalus oroboides* Hornem. Обрыв коренного берега (размытая морена), р. Водмы (приток Лыжи). Отмечен для Пинегы (Федоровы 1919, стр. 78; Устеецкий 1905, стр. 230), а также для Хайпудырской губы (Шренк 1854, стр. 495).

31. *Hedysarum obscurum* L. Обнажение солонцов на р. Пижме у д. Умба. Довольно обычное растение на Урале и в тундровых районах; наше местонахождение имеет несомненно островной характер.

32. *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. На выходах песчаников по р. Цильме (Железные ворота). Ранее было известно в Северном крае для тундровых районов, а также Северного и Полярного Урала (Перфильев 1936, стр. 200).

32. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu. По р. Цильме на известняках. Вид имеющий область сплошного распространения в тундрах Северного края и высокогорных частях Урала: в пределах равнинной части лесной области отмечена для Пинегы и Кулоя (Поле 1902, стр. 233; Федоровы 1929, стр. 76; Устеецкий 1905, стр. 232).

34. *Androsace septentrionalis* L. На известняках по р. Кожве. Распространение этого растения в пределах Северного края носит островной характер, оно известно из Усть-Пинегы (23, 232) Устья Гребешек, (Иваницкий,

1890, стр. 342; Шенников 1914, стр. 112), Холмогор и некоторых других пунктов (Перфильев 1936, стр. 261).

35. *Primula stricta* Horn. На известняках по р. Сойве. Это растение встречается в тундровых районах (Перфильев 1936, стр. 260), а также по р. Шугору и Подчерему в Предуралье (Иваницкий 1883, стр. 71).

36. *Dracocephalum Ruyschiana* L. По известнякам на р. Пижме. Известно было на р. Ухте (Федченко 1898, стр. 12), а также бывш. Никольском у. Вологодской губ. и на р. Мезени (Иваницкий 1890, стр. 343; 1894, стр. 84; Перфильев 1936, стр. 285).

37. *Veronica spicata* L. На известняках по р. Кожве. В пределах Северного края известно несколько изолированных местонахождений этого вида, ближайшие известные местонахождения — это устье р. Печоры (Наумова 1929, стр. 164) и пристань Якша на Верхней Печоре (Шелль и Крылов 1878, стр. 9).

38. *Valeriana capitata* Pall. На известняках по р. Сойве и Пижме. Растение довольно обычное в тундровых и лесотундровых районах, а также на Урале; в равнинной части лесной области найдена впервые (Перфильев 1936 г.). Наше местонахождение несомненно островного характера.

39. *Arnica angustifolia* Vahl. На известняках по р. Кожве. Редкое для края растение, известное лишь для г. Сабли, Егени-Пай и Новой Земли (Перфильев 1936, стр. 362).

40. *Aster alpinus* L. На известняках по рр. Сойве и Цыльме. Имеет в пределах края островной характер распространения. Известна на Пинеги (Федоровы 1929, стр. 79; Устрецкий 1905, стр. 224); на известняках Предуралья по рр. Шугору, Подчерему, Ылычу, Ерга-Ляги (Перфильев и Ширяев 1914, стр. 39; Иваницкий 1894, стр. 380), а также в тундровых районах (Перфильев 1936, стр. 343).

41. *Chrysanthemum sibiricum* Fisch. На известняках по рр. Сойве, Черь-Ижемская и по Седь-ю. Распространение подобно предыдущему растению. Отмечено для рр. Емцы, Кулоя, Пинеги и Предуралья (Перфильев 1936, стр. 353).

Кроме перечисленных выше, к растениям с островным характером распространения могут быть отнесены:

42. *Cystopteris montana* Bernh. Известняки по р. Кожве.

43. *Carex chlorostachys* Stev. Известняки по рр. Черь-Ижемская, Сойве, Пижме.

44. *Carex ornithopoda* Willd. Известняки по р. Сойве.

45. *Betula humilis* Schrenk. Известняки по рр. Сойве и Пижме.

46. *Cotoneaster melanocarpa* Lebd. Известняки по рр. Сойве и Седь-ю.

47. *Trifolium lupinaster* L. По берегам р. Лыжи и ее притока Водмы.

48. *Viola biflora* L. По берегам рр. Кожвы и Цыльмы.

49. *Cortusa Matthioli* L. По известнякам на рр. Сойве, Ухте, Черь-Ижемская, Седь-ю.

50. *Thymus serpyllum* L. Известняки по рр. Сойве и Ухте.

51. *Pinguicula alpina* L. Известняки по рр. Сойве, Кожве и Цыльме.

### Литература

1. Ivanitsky, N. A. (Иваницкий, Н. А.) Verzeichnis der in Gouvernement Wologda wildwachsenden Pflanzen. — Englers Botanische Jahrbücher, t. XI, p. 339—346, 1890. — 2. Иваницкий Н. А. Список растений Вологодской губ. как дикорастущих, так и возделываемых на полях и разводимых в садах и огородах. Труды Об-ва Естеств. Казанск. универст., т. XII, в. 5, p. 1—112, 1883. — 3. Ivanitsky N. A. Catalogue des plantes croissant dans les gouvernements de Wologda et d'Archangel. Le monde des plantes, t. III et IV, 1894. — 4. Наумова С. Н. Ботанико-географические исследования 1926 года в предгорьях Северного Урала (р. Большая Сыня и Большой Оранец). Труды Об-ва изучения Урала, Сибири и Дальнего Востока, т. I, p. III—171, 1929. — 5. Перфильев, И. А. и Ширяев, Г. Растительность окрестностей гор Вологды. Труды Об-ва Испытат. Природы при Харьк. Универс., т. XVII, p. 1—100, 1914. — 6. Перфильев, И. А. Флора Северного края, ч. I 1934. и ч. II 1936 — 7

Pohlé R. (Поле, Р). Bericht über die Resultate zweier botanischer Forschungsreisen in Nordrussland. Тр. Бот. Сада Юрьевского универс., III, p. 229, 1901. — 8. Поле, Р. Материалы для флоры Северной России. Известия СПб. Ботан. Сада, 1—7, в. I, p. 27—36, 1907. — 9. Савенков, М. Я. Материалы к флоре Архангельской губ. (флора лугов р. Печоры). Тр. Об-ва Испыт. Природы при Харьковск. Универс. т. XLVII, p. 149, 1913. — 10. Устрецкий, П. Исследование флоры Пинежского уезда Архангельской губернии в летнюю экскурсию 1902 года. Тр. Ботанич. Сада Юрьевского Ун-та, т. VI, p. 151—161, 221—236, 1905. — 11. Федоровы Ал. и Андр. К вопросу о реликтовом характере аркто-альпийских и степных растений пинежской флоры. — Тр. Ленинградского Об-ва Естествоиспытат. т. LIX, в. 3, p. 56—102, 1929. — 12. Федченко, Б. А. Материалы к флоре Архангельской губ. 1898, отд. отт. — 13. Шелль Ю. и Крылов, П. Каталог растений, собранных в 1874 г. в Печорском крае А. А. Штукенбергом и Э. Д. Пальцамом. Приложение к протоколу 101 Об-ва Естествоиспытат. Казанск. Университета, т. 1878. — 14. Шенников, А. П. К флоре Вологодской губернии. Тр. СПб. Об-ва Естествоиспытателей. Т—XLIV—V, в. 3—стр. 1—183, 1914. — 15. Шенников А. П. Краткий ботанический очерк района в верховье р. Печоры „Север“, кн. 3—4, p. 177—188, 1923. — 16. Schrenk. A. G. Reise nach dem Nordosten des Europäischen Russlands. durch die Tundren der Samojeden zum Arctischen Uralgebirge. II, p. 483—535, 1854.

---

## Н. И. ТЕМНОЕВ

### Некоторые флористические особенности лугов горно-степной части югозападного Алтая

(Получено 15/VI 1937)

В югозападной половине горного Алтая (правобережье р. Иртыша), кроме высокогорной и горно-лесной ее части выделяется огромная территория низкогорья (абсолютная высота от 420 до 1000 м над уровнем Балтийского моря). В ландшафтном отношении это особая единица. Здесь сомкнутые ценозы степных кустарников покрывают всю площадь склонов, долин и, более или менее равнинных межсочных пространств. Из 26 видов кустарников, встречающихся здесь, наиболее распространенными являются степные кустарники: шиповник (*Rosa pimpinellifolia*), татарская жимолость (*Lonicera tatarica*), таволжка (*Spiraea hypericifolia*) и горький миндаль (*Amygdalus nana*).<sup>1</sup> Но как бы ни был сомкнут в этих ценозах ярус кустарников, все же в них пышно разрастается травянистый покров. Он весьма разнообразен и включает 214 видов цветковых травянистых растений. Среди них видную роль играют степные растения: *Stipa Joannis*, *St. capillata*, *St. rubens*, *Carex nitida*, *C. prae-cox*, *Vicia tenuifolia*, *Medicago falcata*, *Lathyrus humilis*, *Libanotis montana*, *Filipendula hexapetala*, *Galatella punctata*, *Bupleurum Krylovianum*, *Artemisia dracunculus*, *A. sericea*, *A. glauca*, *A. pontica*, *Clematis integrifolia*, *Lavatera thuringiaca*, *Nepeta nuda*, *Dictamnus fraxinella*, *Paeonia hybrida* и ряд других.

На общем фоне ландшафта горно-степных кустарников выделяются луговые травянистые формации.

По местоположению резко разнятся 2 категории лугов:

- а) луга пойменные и
- б) луга низкогорные.

Кое-где в долинах и на склонах гор имеются пятна гипно-осоковых и осоково-тростниковых болот, также лишенных древесного полога.

Луга здесь — явление вторичное. Их возникновение связано главным образом с расчисткой горно-степных кустарников и лишь в поймах более крупных рек они частично образовались на месте вырубленных прибрежных иво-тополевых пойменных лесов.

О величине площади лугов сведений нет, так как их здесь до сих пор никто не измерял. Официальные данные прошлых десятилетий устарели, так как с организацией машино-тракторных станций старые луга пошли под распаху, а за счет площадей горно-степных кустарников шло освоение новых луговых площадей. В настоящее время можно считать, что не менее 75% площади лугов падает на долю низкогорных лугов, приуроченных к склонам сопков и гор.

Под луга расчищаются участки наиболее влажные, с большим обилием типичных луговых растений. Естественно, что в горах и на сопках таковыми оказываются межсочные долины, складки и лощины северных и восточных склонов, покрытые кустарниками шиповника и татарской жимолости, а в поймах рек наиболее низкие, нередко заболоченные участки, могущие обеспечить больший урожай зеленой массы.

<sup>1</sup> Флористический состав и фитоценологические особенности горно-степных кустарников югозападного Алтая изложены в особой статье, находящейся в рукописи.

Переходя к изложению нашей темы,<sup>1</sup> должны отметить, что если с учетом луговых площадей югозападного Алтая дело обстоит неблагоприятно, то во много раз менее благоприятно обстоит дело с их изучением. Имеется лишь одна старая работа А. Н. Седелникова, (1897), посвященная описанию вообще растительности и в том числе луговой растительности Нарымской долины.<sup>2</sup> В ней приводится общий список встречаемых в долине и на прилегающих склонах Нарымского хребта растений, без указания места, процента встречаемости и обилия, а кроме того автор этой работы отмечает наличие (появление) степных форм среди луговой растительности. По его мнению это явление показывает, что „... степная флора является более сильной и, там где условия не совсем благоприятны для луговой растительности, они вытесняются степными...“, а так как долины, подошвы и нижние склоны Нарымского хребта в отношении увлажнения поставлены в неблагоприятные условия, то это дает возможность уживаться здесь, главным образом, степным видам. И степная растительность выражена здесь действительно со всей яркостью и полнотой“. Это и понятно, так как Нарымская долина широко открыта для наступления сюда с юго-запада южностепных элементов.

По мере же продвижения к северу от Нарымской долины численность и обилие степных форм, встречающихся на лугах, снижается. Так, на лугах исследованной нами долины р. Бухтармы и ее притоков с прилегающими к ней низкогорными лугами количество и обилие нестепных растений явно преобладает над степными.

Количество степных растений и их процентное соотношение здесь видно из следующих данных.<sup>3</sup>

Категории лугов		Общее число встреча- ющихся видов	Число степных растений	Процент степных растений
I. Низкогорные луга .	1. Расчистки из-под шиповника . . . . .	123	35	28,4
	2. Расчистки из-под татарской жимолости . . . . .	137	39	28,7
II. Пойменные луга . .	3. Незаболоченные . . . . .	149	29	19,4
	4. Болотистые . . . . .	102	9	8,8
III. Гипно-осоковые и осоково-тростниковые болота . .		26	—	—

Интересно отметить, что на низкогорных лугах, расчищенных из-под кустарников шиповника и татарской жимолости, общее количество видов и степных форм даже несколько ниже, чем в самих кустарниках, а именно:

<sup>1</sup> В данной работе использован полевой описательный материал 1936 г., относящийся к территории одного из районов Югозападного горного Алтая, Зырянского, в количестве 43 описаний участков горно-степных кустарников (здесь упоминаются только суммарные данные о их флористическом составе) и 34 описаний участков лугов (производных этих кустарников).

<sup>2</sup> А. Н. Седелников. Геоботаническое описание Нарымской долины в Алтае. Записки Зап.-Сибирск. отд. Русск. Геогр. О-ва, кн. XXVII, 1900.

<sup>3</sup> Отнесение растений к степным произведено по Крылову, П. Н. Об этом см. его работы: „Степи Западной части Томской губ. Изд. Пересел. Упр-ния 1916 г.“, „Флора Зап. Сибири“, вып. I—VII Изд. Томск. Отд. Русск. Ботан. О-ва.

	В кустарниковых ценозах			В луговых ценозах (расчистки из-под кустарников)		
	общее число видов	число степных растений	процент степных видов	общее число видов	число степных растений	процент степных видов
Шиповника . . . . .	133	59	44,3	124	33	25,8
Татарской жимолости . . . . .	142	37	26,0	136	39	29,5

Явление это не случайное. Оно объясняется тем, что под луга расчищаются кустарники с более или менее однородным травянистым ярусом (предпочтительно злаковым) и с максимальным преобладанием луговых, а не степных трав.

Но все же, повидимому, как правило, расчистка кустов должна усилить процесс внедрения на освободившуюся площадь степных растений. Здесь же в первом случае мы видим обратную картину. Лишь некоторый намек на количественное увеличение степных видов имеется на лугах, образовавшихся на месте кустов татарской жимолости.

Но если численно (количеством видов) степные растения на лугах не преобладают, то обилие и процент постоянства некоторых степняков на лугах заметно увеличиваются. Увеличение это особенно ярко выступает на наиболее остепненных лугах, образовавшихся на месте жимолостников.

Название растений	В кустарн. ценозах татарской жимолости		На лугу (расчистках из-под тех же ценозов)	
	процент постоянства	обилие (по Друде)	процент постоянства	обилие (по Друде)
<i>Artemisia dracunculus</i> . . . . .	—	—	11	Sp.
<i>Artemisia glauca</i> . . . . .	11	Sol.	33	Sol.
<i>Artemisia laciniata</i> . . . . .	—	—	22	Sol.—Sp.
<i>Astragalus hypoglottis</i> . . . . .	—	—	44	Sol.
<i>Avena Schelliana</i> . . . . .	—	—	22	Sol.
<i>Bupleurum Krylovianum</i> . . . . .	22	Sp.	44	Sol.—Sp.
<i>Carex praecox</i> . . . . .	33	Sp.—Cop.	66	Sol.—Cop.
<i>Filipendula hexapetala</i> . . . . .	22	Sp.—Cop.	44	Sol.—Cop.
<i>Fragaria collina</i> . . . . .	77	Sp.—Cop.	100	Sol.—Cop.
<i>Gypsophila altissima</i> . . . . .	—	—	22	Sol.—Sp.
<i>Koeleria gracilis</i> . . . . .	—	—	40	Sol.—Sp.
<i>Lathyrus humilis</i> . . . . .	44	Sp.	44	Sol.—Sp.
<i>tuberosus</i> . . . . .	11	Sol.	44	Sp.
<i>Libanotis montana</i> . . . . .	11	Sp.	44	Sol.—Cop.
<i>Medicago falcata</i> . . . . .	55	Sol.—Cop.	77	Sol.—Cop.
<i>Peucedanum ruthenicum</i> . . . . .	—	—	55	Sol.—Cop.
<i>Stipa Joannis</i> . . . . .	11	Sol.	33	Sol.
<i>Valeriana dubia</i> . . . . .	—	—	11	Sol.
<i>Veronica spuria</i> . . . . .	11	Sol.	22	Sp.

Таким образом можно говорить о том, что факт появления степных растений на лугах, отмеченный в свое время А. Н. Седельниковым для Нарымской долины, подтверждается также и нашими материалами, но для



различных лугов он будет выражен в различной степени. Наиболее благоприятны для расселения степных растений будут площади низкогорных лугов (расчистки из-под татарской жимолости и в меньшей степени расчистки из-под шиповника), и наименее благоприятны для этого площади пойменных лугов.

Параллельно этому идет и процесс „олуговления“ расчисток. В результате расчистки обилие и постоянство луговых трав всюду возрастает. Ниже приводим пример возрастания роли луговых растений на расчистках степных кустарников.

Название растений	В кустарниках				На лугу из-под тех же кустов	
	с <i>Rosa pimpinellifolia</i>		с <i>Lonicera tatarica</i>			
	процент постоянн.	обилие	процент постоянн.	обилие	процент постоянн.	обилие
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	73	Sol.—Cop.	77	Sol.—Cop.	100	Sp.—Cop. <sub>2</sub>
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	—	—	33	Sol.	33	Sol.—Sp.
<i>Phleum Boehmeri</i> . . . . .	66	Sol.—Sp.	11	Sol.	66	Sol.—Sp.
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	—	—	—	—	44	Sol.—Sp.
<i>Trifolium pratense</i> . . . . .	—	—	22	Sol.	—	—
<i>Vicia cracca</i> . . . . .	—	—	—	—	66	Sol.—Sp.
<i>Galium verum</i> . . . . .	80	Sol.—Cop.	22	Sol.	77	Sp.—Cop.
<i>Heracleum dissectum</i> . . . . .	—	—	33	Sol.—Sp.	85	Sol.—Sp.

Это увеличение луговых трав, преимущественно злаков, идет главным образом за счет уменьшения обилия крупного разнотравия, сокращение которого можно поставить в связь с ежегодным скашиванием.

Особенно велико участие типичных луговых трав на пойменных лугах. Сборная ежа, луговая овсяница, белая полевица, безостный костер, луговая чина, красный клевер, гибридный клевер, белый клевер, бледная осочка, обыкновенный василистник, длиннолистная вероника, лекарственная кровохлебка, алтайская купальница разрастаются здесь особенно обильно.

Незначительный процент степных видов, большой удельный вес луговых трав на пойменных лугах говорят о неблагоприятных условиях заселения поймы степной флорой.

Низинность местоположения некоторых пойменных лугов с близким уровнем грунтовых вод (30—60—65 см от поверхности) обеспечивает формирование в пойме также и болотистых лугов. Характерно то, что злаковая основа этих болотистых лугов остается весьма насыщенной типичными мезофитами, как-то: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Agrostis alba* и *Trifolium hybridum*. Они и здесь продолжают составлять основу травостоя, хотя признаки явной заболоченности местообитания ярко выступают и на почвенном профиле и в составе растительности, где отмечается обилие гидрофильной флоры, в особенности *Carex heterostachya*, *Carex aristata*, *Carex vulpina*, *Juncus atratus*, *Juncus campestris*, *Heleocharis palustris*, *Triglochin palustre*, *Phalaris arundinacea*, *Caltha palustris* и др.

Сравнивая флористический состав пойменных лугов с низкогорными, нетрудно заметить, что в состав тех и других лугов входит большое число общих видов. Иными словами, между пойменными и низкогорными лугами подмечается флористическая общность. В связи с этим встает вопрос о степени влияния здесь на пойменную растительность географической зональности.

Для других районов нашего Союза вопрос этот не новый, так как им давно интересовались многие исследователи-луговеды.

А. П. Шенников, в отношении поймы р. Волги в пределах бывш. Симбирской губ.,<sup>1</sup> говорит о том, что „данные позволяют считать пойму р. Волги особым естественно-историческим районом, который своими размерами и разнообразием не уступает другим геоморфологическим р-нам лесостепного Поволжья... стоит только спуститься с крутого коренного берега в пойму р. Волги, чтобы оказаться среди „особого мира“, далекого не только от водораздельных пространств б. Симбирской губ., но и от пойм соседних рек“. Это разительное отсутствие общности между водоразделом и поймой далее подтверждается А. П. Шенниковым крайне однообразной и флористически бедной пойменной растительностью. Из 1000 видов, встречающихся в пределах б. Симбирской губернии, на долю найденных в пойме р. Волги приходится всего 250, т. е. только лишь 25%.

К такому же решению пришел А. Я. Бронзов<sup>2</sup> (1925), исследовавший луга поймы р. Иртыша. Его материалы показали, что почвенный и растительный покров поймы меняется на различных отрезках реки в силу „одного лишь изменения геологического типа поймы и независимо от географического положения пересекаемой рекой территории“... Категоричность такого суждения далее А. Я. Бронзовым несколько смягчается тем, что в условиях поймы р. Иртыша он устанавливает меняющуюся степень влияния зональных факторов на растительный покров и процессы почвообразования. Наиболее сильно это влияние отмечается в верхнем течении реки. Но каждой географической зоне свойственны в пределах поймы свои почвенные разности и своя свита растительных группировок, эволюционирующих в своем, собственном данной зоне, направлении“. Таким образом мы видим, что на примерах изучения растительности пойм упомянутых крупных рек, флористическая общность поймы и прилегающего водораздела исследованием не устанавливается и частично наблюдаемое влияние водораздела на растительность поймы „убывает от верхнего течения к нижнему“ (Бронзов). С другой стороны, на примере изучения пойм мелких рек и притоков крупных рек, можно в иных случаях наблюдать и обратную картину. Так, например, „зависимость долины р. Суры (в пределах бывш. Симбирской губ.) от окружающего водораздела сводится к нулю, а на Барышской долине, наоборот, вмешательство материка в жизнь долины очень заметно. Оно выражается в образовании делювиальных лугов, в повышении уровня долины независимо от реки, в изменении ее увлажнения, почв, растительности: долинный луг становится таковым лишь топографически, выходит за границы закономерностей, обусловленных деятельностью реки, входит в тип развития дуг на водоразделе“ (А. П. Шенников, 1919 г.).<sup>3</sup>

Реку Бухтарму можно считать крупным притоком Иртыша. Она является горной рекой со стремительным течением и с неуравновешенным, своеобразным половодьем. Это обстоятельство сближает пойму Бухтармы с поймами некоторых более мелких притоков и верховьев крупных рек. В действительности это мы здесь и наблюдаем. Сравнивая растительность поймы и внепойменных пространств, можно видеть резкую разницу лишь между болотистыми участками поймы и растительностью окружающих низкогорных (внепойменных) лугов. При сравнении же флоры незаболоченных пойменных лугов с низкогорными лугами, расчищенными из-под горно-степных кустарников, действительно наблюдается флористическая общность.

Растений специфически горных или специфически пойменных очень мало. В большинстве случаев одни и те же виды входят в состав лугов и горных

<sup>1</sup> А. П. Шенников. Волжские луга Средне-Волжской обл. Лен-д 1930. Изд. Ульяновского Округуправления и Окрглана.

<sup>2</sup> А. Бронзов. Зональные явления в пойме р. Иртыша. Известия Госуд. Луг. Ин-та им. пр. В. В. Вильямса 1929 № 4, 5, 6.

<sup>3</sup> А. П. Шенников. Луга Симбирской губернии. Вып. I. Симбирск 1919. Изд. Симб. Губернского Земельн. Отдела.

и пойменных, а многие из них являются даже и луго-образователями в тех и других условиях (*Dactylis glomerata*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Peucedanum ruthenicum* и др.).

Лишь некоторые растения, судя по приведенным выше спискам и путевым записям, нам действительно не удавалось встретить вне поймы. К ним относятся:

Эти 23 растения, в условиях Бухтарминской долины, повидимому, и нужно считать специфически пойменными. Таблица наглядно иллюстрирует редкую встречаемость и ничтожное обилие их в составе пойменных ценозов. Несколько большую значимость имеют лишь белый клевер да ситник сплюснутостебельный, встречающиеся иногда обильно в нижнем ярусе травостоя, основа которого составлена всегда из общих видов.

Флористическая общность подтверждается и так называемым коэффициентом общности Жаккара.<sup>1</sup>

Насколько высок полученный нами коэффициент общности Жаккара говорит то обстоятельство, что по мнению В. В. Алехина<sup>2</sup> он в среднем

Название растений	Растения, не встречающиеся в кустарниках и низкогорных лугах, но встречающиеся на заболоченных пойменных лугах	
	Процент постоянства	Обилие (по Друде)
<i>Achillea impatiens</i> . . . . .	8	Sol.
<i>Alectorolophus major</i> . . . . .	26	Sol.—Sp.
<i>Alisma plantago</i> . . . . .	8	Sp.
<i>Botrychium vulgatum</i> . . . . .	8	Sol.
<i>Carex caespitosa</i> . . . . .	8	Sol.
" <i>heterostachya</i> . . . . .	17	Sp.
<i>Chaerophyllum Prescottii</i> . . . . .	26	Sol.—Sp.
<i>Geranium pratense</i> . . . . .	17	Sol.
<i>Juncus compressus</i> . . . . .	26	Sol.—Cop. <sub>2</sub>
<i>Leucanthemum vulgare</i> . . . . .	8	Sol.
<i>Luzula multiflora</i> . . . . .	8	Sol.
<i>Mentha sylvestris</i> . . . . .	8	Sp.
<i>Myosotis palustris</i> . . . . .	8	Sol.
<i>Nasturtium palustre</i> . . . . .	8	Sol.
<i>Peucedanum salinum</i> . . . . .	8	Sp.
<i>Picris hieracioides</i> . . . . .	8	Sp.
<i>Ranunculus auricomus</i> . . . . .	8	Sol.
<i>Salix cinerea</i> . . . . .	26	x
<i>Salix Gmelini</i> . . . . .	17	x
<i>Salix rorida</i> . . . . .	8	x
<i>Senecio pratensis</i> . . . . .	8	Sol.
<i>Sium latifolium</i> . . . . .	8	Sol.
<i>Stellaria graminea</i> . . . . .	8	Sol.

	Число встречающихся видов	Виды, общие между различными низкогорными и пойменными лугами			Средний коэффициент Жаккара
		1 и 2	1 и 3	2 и 3	
		в знаменателе коэф. Жаккара			
Низкогорные луга .	Расчистки из под кустарников:				
	1. <i>Rosa pimpinellifolia</i> . . . . .	124	74,39,3	78,36,7	42,1
	2. <i>Lonicera tatarica</i> . . . . .	136			
Пойменные луга (не заболоченные) .		156		105,51,2	

<sup>1</sup> А. Е. Жадовский. Метод Жаккара изучения растительных сообществ. Методика геоботанических исследований (сборник). Изд. „Пучина“ Москва 1925.

<sup>2</sup> В. В. Алехин. Фитосоциология (учение о растительных сообществах) и ее последние успехи у нас и на Западе. 1925 г. В том же сборнике.

для отдельных луговых ассоциаций равен около 33. Для ассоциации *Alopecurus pratensis* (на лугах р. Вроны) он оказался равным всего лишь 35,6.

Приведенные выше данные действительно позволяют говорить об общности флоры между пойменными и низкогорными лугами.

Следует лишь иметь в виду, что эта общность нарушается при сравнении болотистых пойменных лугов с низкогорными лугами окружающей горно-сопочной территории, а также и то, что целый ряд растений — лугообразователей в условиях поймы — получают массовое распространение, тогда как эти же растения в ассоциациях низкогорных лугов встречаются единично или редко. К этим растениям необходимо отнести: *Festuca pratensis*, *Agrostis alba*, *Bromus inermis*, *Alopecurus pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Trifolium pratense*, *Trifolium hybridum*, *Vicia cracca*, *Inula Helenium*, *Sanguisorba officinalis*.

Это обстоятельство создает в пойме несколько иной аспект, иной колорит, и при посещении типичной поймы (особенно островов) всегда ощущается разница в ассоциациях пойменных лугов и непойменных (низкогорных, горно-сопочных).

Отметим еще несколько фитоценологических особенностей здешних лугов, а именно:

1. Отсутствие замоховелости. Моховой покров почти совсем отсутствует. Только лишь на болотистых лугах встречается редкий моховой покров из *Brachythecium* sp.

2. Отсутствие обычных и широко-распространенных луговых растений, как красной овсяницы и луговой тимopheевки. Растения эти, хотя и редко, но встречаются в составе лугов соседнего горно-лесного и субальпийского пояса.<sup>1</sup> Какие причины вызывают отсутствие их здесь — сказать трудно.

3. На пойменных лугах почти отсутствуют типичные для пойменных мест группировки безостного костра и ползучего пырея. Здесь преобладают или бобово-злаковые группировки (Ассоциации *Festuca pratensis* — *Trifolium hybridum*; *Festuca pratensis* — *Trifolium pratense*; *Dactylis glomerata* — *Medicago falcata*) или злаково-разнотравные (*Dactylis glomerata* — *Inula Helenium*; *Dactylis glomerata* — *Brachypodium pinnatum* — *Peucedanum ruthenicum*; *Dactylis glomerata* — *Aconitum excelsum* — *Filipendula Ulmaria*; *Alopecurus pratensis* — *Sanguisorba officinalis*; *Brachypodium pinnatum* — *Phlomis tuberosa*).

Низкогорные луга югозападного Алтая в частности во многом напоминают среднеазиатские луга, описываемые под тем же наименованием низкогорных лугов Е. П. Коровиным<sup>2</sup> и М. М. Советкиной.<sup>3</sup>

Наиболее полно выражены они в горных массивах Центрального Тянь-шаня и Памиро-Алтая, где так же, как и в югозападном Алтае этому благоприятствует обилие атмосферной влаги, мягкий рельеф горных склонов, покрытых медкоземным наносом, а также почвы, принадлежащие к разновидностям черноземов. В Средней Азии выделяются два географических типа низкогорных лугов: южный (луга Памиро-Алтая) и северный (луга Тянь-шаня). Отмеченные выше исследователи считают их первичными лугами, так как, по видимому, только „своим распространением они неотделимы от кустарниковых зарослей и в частности от розариев...“, но... „в некоторых горных массивах они появляются раньше, чем кустарники и деревья, образуя таким образом ботанический пояс“.<sup>4</sup>

Наиболее близок к описываемым нами лугами, северный тип низкогорных лугов Тянь-шаня. Общий колорит покрова здесь также пестр, вследствие большого разнообразия видов двудольных растений. На участке в 50—100 м<sup>2</sup> встречается до 50 видов, а всего насчитывается 200 видов (цифра также

<sup>1</sup> Флора Западной Сибири, вып. II. 1928 г.

<sup>2</sup> Е. П. Коровин. Растительность Средней Азии. САОГИЗ 1934 г.

<sup>3</sup> М. М. Советкина. Растительность югозап. части Центр. Тянь-шаня. Изд. НКЗ Кирг. АССР 1930 г.

<sup>4</sup> Неясность формулировки и мнения по этому вопросу отмечается в работе Е. П. Коровина, где между прочим о них говорится, как о „горном розарие без шиповника“ (??)...

близка к нашей).<sup>1</sup> Из 38 наиболее характерных и часто встречающихся видов 18 — общие с видами, встречающимися на алтайских низкорослых лугах. Среди них: *Lathyrus pratensis*, *Campanula glomerata*, *Peucedanum officinale* (syn. *P. ruthenicum*), *Galium verum*, *Nepeta nuda*, *Origanum vulgare*, *Heracleum dissectum*, *Dictamnus albus* (syn. *D. fraxinella*), *Contoselinum Fischeri*, *Phlomis tuberosa*, *Bromus inermis*, *Dactylis glomerata*, *Lithospermum officinale*, *Veronica spicata*, *V. spuria*, *Polygala comosa*, *Libanotis montana* (f. *sibirica*), *Lamium*

		Всего видов на описанном участке		Среднее число видов на участке
		от	до	
Низкорослые луга . . . . .				
{ Расчистки из-под кустарников:				
1. <i>Rosa pimpinellifolia</i> . . . . .		23	64	47
2. <i>Lonicera tatarica</i> . . . . .		31	63	46
Пойменные незаболоченные луга . . . . .		30	69	44

*album*, *Poa attenuata*. Вообще же Коровин считает, что общих видов между низкорослыми лугами Алтая и Тянь-шаня должно быть не менее 75%. В числе общих видов им упоминаются также виды: *Buplerum aureum*, *Ranunculus polyanthemos*, *Polygonum alpinum*, *Solidago virga aurea*, *Lathyrus pratensis*, *Libanotis montana* и др., а также и виды заменяющие *Ligularia altaica* — *Ligularia glauca*.

К сожалению мы не имеем возможности сделать полное сопоставление списков, так как общего списка по Средней Азии у нас нет.

Низкорослые луга Тянь-шаня в то же время и существенно отличаются от алтайских низкорослых лугов тем, что на них характерным и ландшафтным растением их является *Ligularia altaica* (Сыссык Курай), который в юго-западном Алтае замещается другим видом — *Ligularia glauca*; распространенность же последнего сравнительно не велика.

В северозападном Алтае Е. В. Никитиной<sup>3</sup> описываются луга также флористически близкие к нашим. Здесь, в горно-степном районе в долинах рек Кажа, Ябогла и среднего течения Чарыша в числе других выделяется:

а) Зона сенокосов степных террас с растительностью, имеющей много общих черт с нашими низкорослыми лугами, образованными на месте сведенных кустов татарской жимолости со многими характерными растениями, в числе которых степных растений 30% от общего числа, т. е. цифра почти совпадающая с нашей;

б) луга террас на достаточно увлажняемых местах с осоками, ситниками (там *Juncus gerardii*, а в нашем случае *Juncus atratus* и *J. compressus*) с *Beckmannia eruciformis*, не встречающиеся на лугах югозападного Алтая и

3) зона заливных лугов с обилием белой полевицы (*Agrostis alba* var. *gigantea*), местами пырея (*Agropyrum repens*), лугового лисохвоста (*Alopecurus pratensis*), кровохлебки (*Sanguisorba officinalis*), длиннолистной вероники

<sup>1</sup> Число видов, встречающихся на отдельных участках 50—100 м<sup>2</sup> пойменных и низкорослых лугов югозападного Алтая, видно из следующей таблицы:

<sup>2</sup> Указания Коровина Е. П. на встречаемость в составе низкорослых лугов Алтая *Calamagrostis arundinacea* вероятно ошибочно, так как этот вид вейника здесь, в югозападной части Алтая, ни нами, ни другими исследователями не встречен.

<sup>3</sup> Е. В. Никитина. Материалы по изучению кормовой площади Алтая (автореферат). Известия Томск. Госуд. Ун-та, т. 74 1924 г., ст. 126—132.

Название растений	Низкотерные луга				Пойменные луга				Гипно-осоковые и осоково тростниковые болота; описано 2 участка	
	Производные ассоциаций <i>Rosa pimpinellifolia</i> ; описано 7 участков		Производные ассоциаций <i>Lonicera tatarica</i> ; описано 9 участков		Незаблоченные луга; описано 12 участков		Болотистые разнотравно-осоковые и ситниково-злаковые луга; описано 4 участка			
	процент постоянный	обилие (по Друде)	процент постоянный	обилие (по Друде)	процент постоянный	обилие (по Друде)	процент постоянный	обилие (по Друде)		
	2	3	4	5	6	7	8	9		
1									10	11
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	100	Sp.—Cop. <sub>2</sub> <sup>1</sup>	100	Sp.—Cop. <sub>2</sub>	76	Sp.—Cop. <sub>2</sub>	50	Sp.—Cop. <sub>2</sub>	—	—
<i>Brachypodium pinnatum</i> . . . . .	86	Cop. <sub>2</sub>	77	Sol.—Cop. <sub>2</sub>	34	Sp.—Cop. <sub>2</sub>	—	—	—	—
<i>Poa pratensis</i> . . . . .	43	Sol.—Sp.	77	Sol.—Cop.	75	Sol.—Sp.	25	Sp.	—	—
<i>Calamagrostis Epigeios</i> . . . . .	86	Sp.—Cop. <sub>3</sub>	77	Sol.—Cop.	100	Sol.—Cop. <sub>2</sub>	75	Sol.—Cop. <sub>2</sub>	50	Sp.
<i>Avena Schelliana</i> 1 . . . . .	43	Sol.	22	Sol.	8	Sol.	—	—	—	—
" <i>pubescens</i> . . . . .	28	Sol.	11	Sol.	8	Sol.	—	—	—	—
<i>Phleum Boeumeri</i> . . . . .	43	Sp.	66	Sol.—Sp.	26	Sol.	—	—	—	—
<i>Koeleria gracilis</i> . . . . .	14	Sol.	44	Sol.—Sp.	17	Sol.	—	—	—	—
<i>Stipa Joannis</i> . . . . .	14	Sol.	33	Sol.	8	Sol.	—	—	—	—
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	—	—	33	Sol.—Sp.	68	Sol.—Cop. <sub>3</sub>	75	Sp.—Cop. <sub>3</sub>	—	—
<i>Poa palustris</i> . . . . .	14	Sol.	—	—	8	Sol.	75	Sol.—Sp.	—	—
<i>Trisetum sibiricum</i> . . . . .	14	Sol.	—	—	—	—	75	Sol.—Cop.	50	Sp.
<i>Agrostis alba</i> . . . . .	—	—	22	Sp.	76	Sol.—Cop.	75	—	—	—
<i>Bromus inermis</i> . . . . .	—	—	22	Sol.	68	Sol.—Sp.	—	—	—	—
<i>Poa stepposa</i> . . . . .	—	—	11	Sol.—Sp.	17	Sol.	25	Sol.	—	—
<i>Agropyrum repens</i> . . . . .	—	—	33	Sol.—Sp.	51	Sol.—Sp.	25	Sol.	—	—
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	—	—	44	Sol.—Sp.	51	Sol.—Cop. <sub>2</sub>	25	Sol.	—	—
<i>Phragmites communis</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	100	Sp.—Sol.
<i>Eragrostis pilosa</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sp.	—	—	—	—
<i>Phalaris arundinacea</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	75	Sol.—Sp.	—	—
<i>Poa nemoralis</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Sol.	—	—
<i>Poa sibirica</i> . . . . .	—	—	11	Sp.	—	Sp.	—	—	—	—
<i>Agropyrum mutabile</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sp.	—	—	—	—
<i>Medicago falcata</i> . . . . .	43	Sp.—Cop.	77	Sol.—Cop. <sub>2</sub>	76	Sp.—Cop.	25	Sp.	—	—
<i>Lathyrus pratensis</i> . . . . .	86	Sol.—Sp.	66	Sol.—Sp.	93	Sol.—Cop.	75	Sol.—Sp.	—	—
" <i>pratensis</i> . . . . .	57	Sol.—Cop.	88	Sol.—Sp.	17	Sol.—Cop.	—	—	—	—
" <i>humilis</i> . . . . .	28	Sp.—Cop.	44	Sol.—Sp.	26	Sp.	25	Sp.	—	—
" <i>tuberosus</i> . . . . .	14	Sol.	44	Sol.—Sp.	76	Sol.—Cop.	75	Sol.	—	—
<i>Trifolium pratense</i> . . . . .	14	Sol.	44	Sol.—Sp.	76	Cop.—Sol.	50	Sol.	—	—
" <i>hybridum</i> . . . . .	14	Sol.	11	Sol.	60	Sol.—Cop.	25	Sp.	—	—
" <i>lupinaster</i> . . . . .	28	Sol.	55	Sol.—Sp.	17	Sol.	25	Sol.	—	—
<i>Vicia tenuifolia</i> . . . . .	86	Sp.—Cop.	33	Sol.—Sp.	34	Sol.	—	—	—	—
" <i>septum</i> . . . . .	14	Sol.	—	—	—	Sol.	—	—	—	—

<i>Vicia cracca</i> . . . . .	14	Sol.	66	Sol.—Sp.	76	Sol.—Cop.	100	Sol.—Sp.	100	Sol.
<i>Orobis luteus</i> . . . . .	57	Sol.—Sp.	33	Sol.	34	Sol.	—	—	—	—
<i>Astragalus danicus</i> . . . . .	—	—	44	Sol.	51	Sol.—Cop.	50	Sp.	—	—
<i>Astragalus hypoglottis</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	—	—
<i>Trifolium repens</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Sp.	—	—
<i>Astragalus pycnolobus</i> . . . . .	28	Sp.	—	—	—	—	25	Cop.	—	—
<i>Medicago platycarpus</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Medicago officinalis</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Medicago lupulina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex macroura</i> . . . . .	14	Cop.	—	—	—	—	—	—	—	—
" <i>cuprina</i> . . . . .	14	Sp.	—	—	8	Sol.	—	—	—	—
" <i>praecox</i> . . . . .	43	Sol.—Cop. <sub>2</sub>	66	Sol.—Cop.	34	Sol.—Cop.	25	Sol.	—	—
" <i>padiformis</i> . . . . .	28	Cop.	11	Sol.	—	—	—	—	—	—
" <i>nitida</i> . . . . .	28	Sol.—Cop.	—	Sol.—Sp.	—	—	—	—	—	—
" <i>tomentosa</i> . . . . .	—	—	33	—	8	Sol.	50	Sp.—Cop. <sub>2</sub>	100	Cop. <sub>1-8</sub>
" <i>caespitosa</i> . . . . .	—	—	—	—	26	Sol.	25	Cop. <sub>1</sub>	100	Cop. <sub>2</sub>
" <i>pallens</i> . . . . .	—	—	—	—	17	Sp.	—	—	50	Cop. <sub>2</sub>
" <i>heterostachya</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Cop. <sub>2</sub>	—	—
" <i>appropinquata</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Sp.—Cop. <sub>2</sub>	—	—
" <i>rostrata</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Sp.	—	—
" <i>aristata</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
" <i>vulpina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Equisetum pratense</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
" <i>arvense</i> . . . . .	14	Sol.	—	—	42	Sol.—Sp.	—	—	—	—
" <i>palustre</i> . . . . .	—	—	11	Sol.	34	Sol.—Sp.	—	—	—	—
" <i>heleocharis</i> . . . . .	—	—	22	Sol.	—	—	—	—	—	—
<i>Juncus atratus</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
" <i>compressus</i> . . . . .	—	—	—	—	26	Sol.—Cop. <sub>2</sub>	75	Sp.	—	—
<i>Scirpus sylvaticus</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	50	Cop. <sub>1</sub>	—	—
<i>Triglochin palustre</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Sp.	—	—
<i>Heleocharis palustris</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Sp.	—	—
<i>Adenophora liliifolia</i> . . . . .	14	Sol.	—	—	—	—	25	Cop. <sub>2</sub>	—	—
<i>Isatis lasiocarpa</i> . . . . .	14	Sol.	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Inula salicina</i> . . . . .	—	—	32	Sol.—Sp.	17	Sol.—Sp.	—	—	—	—
<i>Veronica tectorum</i> . . . . .	14	Sol.	44	Sol.	26	Sol.	—	—	—	—
<i>Galatella Hauptii</i> . . . . .	—	—	11	Sp.	—	—	—	—	—	—
<i>Achillea millefolium</i> . . . . .	71	Sol.—Sp.	77	Sol.—Cop.	68	Sol.—Sp.	25	Sol.	—	—
<i>Libanotis montana</i> . . . . .	—	—	44	Sol.—Cop.	68	Sol.—Sp.	25	Sol.	—	—
<i>Artemisia pontica</i> . . . . .	14	Sol.	22	Sol.—Sp.	17	Sol.—Sp.	—	—	—	—
<i>Aconitum anthora</i> . . . . .	—	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—
<i>Artemisia glauca</i> . . . . .	—	—	33	Sol.	—	—	—	—	—	—
<i>Bupleurum Krylovianum</i> . . . . .	—	—	41	Sol.—Sp.	—	—	—	—	—	—
<i>Tragopogon orientalis</i> . . . . .	—	—	77	Sol.—Sp.	26	Sol.	—	—	—	—
<i>Hieracium umbellatum</i> . . . . .	—	—	44	Sol.—Cop. <sub>2</sub>	26	Sol.—Sp.	—	—	—	—
<i>Artemisia laciata</i> . . . . .	—	—	22	Sol.—Sp.	17	Sol.—Sp.	—	—	—	—
<i>Gypsophila altissima</i> . . . . .	—	—	22	Sol.	—	—	—	—	—	—
<i>Lappa tomentosa</i> . . . . .	—	—	44	Sol.	34	Sol.—Sp.	—	—	—	—

1 Стелные растения отмечены буквой "с".

Название растений	Низкогорные луга				Пойменные луга				Гипно осоковые и осоково-травянистые луга; описано 2 участка			
	Производные ассоциаций <i>Rosa pimpinellifolia</i> ; описано 7 участков		Производные ассоциаций <i>Lonicera tatarica</i> ; описано 9 участков		Незаболоченные луга; описано 12 участков		Болотистые разнотравно-осоковые и ситниково-злаковые луга; описано 4 участка		Гипно осоковые и осоково-травянистые луга; описано 2 участка			
	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
<i>Coeloglossum viride</i> . . . . .	—	—	—	22	Sol.—Sp.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dracocephalum Ruyschiana</i> . . . . .	—	—	—	44	Sol.—Sp.	Sol.	—	—	—	—	—	—
<i>Thalictrum simplex</i> . . . . .	—	—	—	33	Sol.—Sp.	Sol.—Sp.	75	Sol.	100	Sol.	—	—
<i>Tanacetum vulgare</i> . . . . .	—	—	—	11	Sp.	Sol.	—	—	—	—	—	—
<i>Lycium virgatum</i> . . . . .	—	—	—	11	Sol.	Sol.—Sp.	50	Sp.—Cop <sub>2</sub>	—	—	—	—
<i>Hieracium vulgatum</i> . . . . .	714	Sol.—Cep.	—	11	Cop.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pyrethrum tanacetoides</i> . . . . .	—	—	—	44	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Inula britannica</i> . . . . .	—	—	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cirsium arvense</i> . . . . .	—	—	—	44	Sol.	Sp.	50	Sol.—Sp.	—	—	—	—
<i>Veronica longifolia</i> . . . . .	—	—	—	44	Sol.	Sol.—Sp.	75	Sol.—Sp.	—	—	—	—
<i>Rumex crispus</i> . . . . .	—	—	—	22	Sol.—Cop.	Sol.—Sp.	50	Sol.—Sp.	30	Sol.—Sp.	—	—
<i>Sisymbrium Loeselii</i> . . . . .	—	—	—	22	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Valeriana dubia</i> . . . . .	—	—	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Linaria vulgaris</i> . . . . .	—	—	—	22	Sol.—Sp.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carduus nutans</i> . . . . .	—	—	—	22	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lamium album</i> . . . . .	43	Sol.	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Corvulolus arvense</i> . . . . .	14	Sp.	—	11	Cop.	Sol.—Sp.	—	—	—	—	—	—
<i>Echium vulgare</i> . . . . .	—	—	—	11	Sp.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Thlaspi arvense</i> . . . . .	—	—	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chenopodium album</i> . . . . .	—	—	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Euphorbia esula</i> . . . . .	—	—	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lychnis chalcidonica</i> . . . . .	—	—	—	11	Sp.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Delphinium elatum</i> . . . . .	—	—	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Veronica spuria</i> . . . . .	—	—	—	22	Sp.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rumex auriculatus</i> . . . . .	—	—	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Artemisia dracunculus</i> . . . . .	—	—	—	11	Sp.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hesperis sibirica</i> . . . . .	—	—	—	22	Sol.—Sp.	Sol.	—	—	—	—	—	—
<i>Senecio jacobaea</i> . . . . .	—	—	—	22	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dianthus versicolor</i> . . . . .	—	—	—	11	Sp.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hypochaeris maculata</i> . . . . .	—	—	—	11	Sp.	Sp.	—	—	—	—	—	—
<i>Veronica spicata</i> . . . . .	43	Sol.—Sp.	—	11	Sol.	Sol.	—	—	—	—	—	—
<i>Cirsium arbuscula</i> . . . . .	—	—	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Salvia silvestris</i> . . . . .	—	—	—	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chaerophyllum Prescottii</i> . . . . .	—	—	—	—	—	Sol.—Sp.	—	—	—	—	—	—
<i>Lappa major</i> . . . . .	—	—	—	—	—	Sol.	—	—	—	—	—	—
<i>Siium latifolium</i> . . . . .	—	—	—	—	—	Sol.	25	Sol.	—	—	—	—





Название растений	Низкогорные луга				Пойменные луга				Гипно-осоковые и осоково-тростниковые болота; описано 2 участка		
	Производные ассоциаций <i>Rosa ripri-nellifolia</i> ; описано 7 участков		Производные ассоциаций <i>Lonicera tatarica</i> ; описано 9 участков		Незабодоченные луга; описано 12 участков		Болотистые разнотравно-осоковые и ситниково-злаковые луга; описано 4 участка		процент постоянн.	обилие (по Друде)	11
	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)			
<i>Polemonium coeruleum</i> . . . . .	28	Sol.	11	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Polygonum bistorta</i> . . . . .	14	Sol.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phlomis tuberosa</i> . . . . .	28	Sp.—Cop.	88	Sol.—Cop.	26	Sol.—Cop.	—	—	—	—	—
<i>Fuphorbia pilosa</i> . . . . .	28	Sol.	44	Sol.—Sp.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Campanula bononiensis</i> . . . . .	28	Sol.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Silene inflata</i> . . . . .	28	Sol.	66	Sol.—Sp.	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus polyanthemus</i> . . . . .	28	Sol.	33	Sol.	68	Sol.—Sp.	75	Sol.—Cop.	—	—	—
<i>Campanula glomerata</i> . . . . .	14	Sol.	22	Sol.—Sp.	26	Sol.	25	Sol.	—	—	—
<i>Ligularia glauca</i> . . . . .	14	Sol.	22	Sol.	26	Sol.—Sp.	—	—	—	—	—
<i>Artemisia austriaca</i> . . . . .	14	Sol.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sisymbrium hieracioides</i> . . . . .	43	Sol.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Artemisia Sieversiana</i> . . . . .	14	Sol.	33	Sol.—Cop.	51	Sol.	25	Sol.	—	—	—
<i>Alfredia cernua</i> . . . . .	14	Sol.	—	Sol.—Cop.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nepeta nuda</i> . . . . .	14	Sol.	22	Sol.—Cop.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leonurus tataricus</i> . . . . .	14	Sol.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Asparagus officinalis</i> . . . . .	14	Sol.	22	Sol.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Achillea ptarmica</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Sp.	—	—	—
<i>Aconitum volubile</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Sp.	—	—	—
<i>Senecio nemorensis</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Sp.	—	—	—
<i>Stachys palustris</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	25	Sp.	—	—	—
<i>Geum rivale</i> . . . . .	—	—	—	—	17	Sol.—Sp.	25	Sp.	—	—	—
<i>Senecio pratensis</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Leucanthemum vulgare</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Campanula Steveni</i> . . . . .	28	Sol.	—	—	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Nasturtium palustre</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Mentha sylvestris</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sp.	25	Sp.	—	—	—
<i>Lycopus europaeus</i> . . . . .	—	—	—	—	17	Sol.—Sp.	25	Sol.	—	—	—
<i>Lithospermum officinalis</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Frysinum cheirantoides</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Sonchus arvensis</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Scabiosa ochroleuca</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Verbascum thapsus</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Archangelica decurrens</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	—	—	—	—	—
<i>Achillea impatiens</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	25	Sol.	—	—	—
<i>Angelica sylvestris</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	25	Sol.	—	—	—
<i>Ranunculus auricomus</i> . . . . .	—	—	—	—	8	Sol.	25	Sol.	100	—	Sol.



Название растений	Низкогорные луга				Пойменные луга				Гипно-осоковые и осоково-гостриковые болота; описано 2 участка			
	Производные ассоциаций <i>Rosa pimpinellifolia</i> ; описано 7 участков		Производные ассоциаций <i>Lonicera tatarica</i> ; описано 9 участков		Незаволоченные луга; описано 12 участков		Болотистые разнотравно-осоковые и ситниково-злаковые луга; описано 4 участка		Гипно-осоковые и осоково-гостриковые болота; описано 2 участка			
	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)	процент постоянн.	обилие (по Друде)
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
<i>Luzula pallescens</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus repens</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Potentilla argentea</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Botrychium vulgatum</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Myosotis palustris</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Luzula multiflora</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rosa pimpinellifolia</i> . . . . .	86	x <sup>1</sup>	11	x	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lonicera tatarica</i> . . . . .	43	x	33	x	42	x	—	—	—	—	—	—
<i>Rosa acicularis</i> . . . . .	28	x	22	x	26	x	—	—	—	—	—	—
<i>Ribes atropurpureum</i> . . . . .	14	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rubus idaeus</i> . . . . .	14	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Prunus padus</i> . . . . .	14	x	22	x	26	x	—	—	—	—	—	—
<i>Sambucus racemosa</i> . . . . .	14	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spiraea media</i> . . . . .	14	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Salix dasycladus</i> . . . . .	—	—	11	x	26	x	—	—	—	—	—	—
<i>Rubus caesius</i> . . . . .	—	—	11	x	17	x	25	x	50	x	—	—
<i>Salix cinerea</i> . . . . .	—	—	11	x	26	x	—	—	—	—	—	—
<i>Betula verrucosa</i> . . . . .	—	—	—	—	8	x	—	—	—	—	—	—
<i>Betula pubescens</i> . . . . .	—	—	—	—	8	x	—	—	—	—	—	—
<i>Populus tremula</i> . . . . .	—	—	—	—	8	x	—	—	—	—	—	—
<i>Daphne altaica</i> . . . . .	—	—	—	—	—	x	—	—	—	—	—	—
<i>Salix petandra</i> . . . . .	—	—	—	—	—	x	—	—	—	—	—	—
<i>Salix Gmelinii</i> . . . . .	—	—	—	—	—	x	—	—	—	—	—	—
<i>Salix sibirica</i> . . . . .	—	—	—	—	17	x	25	x	100	x	—	—
Всего видов 272 . . . . .	123	—	137	—	149	—	102	—	26	—	—	—
Степных растений 56 . . . . .	35	—	39	—	29	—	9	—	—	—	—	—
% степных 20 . . . . .	28,4	—	28,7	—	19,4	—	8,8	—	—	—	—	—

1 Знак x обозначает наличие на лугу кустарников.

(*Veronica longifolia*), василистника (*Thalictrum minus*), мышиного горошка (*Vicia cracca*) и т. д. Описываемые ею заливные луга имеют весьма много общего с нашими пойменными лугами.

В заключение считаем необходимым привести общий список флористического состава пойменных и низкогорных лугов с разделением последних по происхождению. Для сравнения включаем в него и список болотных ассоциаций.

Отсутствие более или менее полных сведений о лугах и составе луговой флоры югозападного Алтая говорит за полезность его опубликования, тем более, что список этот отмечает процент постоянства и обилие отдельных видов, встречающихся на лугах.

Пользуюсь случаем выразить свою признательность проф. А. П. Шенникову и Б. Н. Городкову за советы и указания к составлению настоящей статьи.

### В ы в о ы

На территории горно-степной (безлесной) части югозападного Алтая, с абсолютной отметкой от 420 до 1000 м над уровнем моря, имеются две категории лугов: пойменные и низкогорные. Те и другие являются вторичными образованиями, возникшими на месте вырубленных горно-степных кустарников и в редких случаях на месте прибрежных иво-тополевых пойменных лесов. Обследование этих лугов показало следующее:

1. Общее число видов, встречающихся на низкогорных лугах, почти совпадает с числом видов, встречающихся в кустарниковых ценозах, на месте которых возникли эти луга.

2. Наибольшее число степных растений, встречающихся в луговых травостоях, а вместе с тем и наибольший процент их остепенности приходится на низкогорные луга, расчищенные из-под татарской жимолости; наименее благоприятными для расселения степных растений являются площади пойменных лугов, в травостоях которых особенно велико участие типичных луговых трав.

3. Сравнения списков видового состава позволяют заметить большую флористическую общность между пойменными и низкогорными лугами. Коэффициент этот, выраженный по методу Жаккара, высокий, равный 42,1. (Для одной из ассоциаций лисохвостников на лугах р. Вроны В. В. Алехин установил коэффициент общности равным 35,6.)

4. Как на низкогорных, так и на незаболоченных пойменных лугах отсутствует замоховелость, столь обычная на пойменных и тем более на водораздельных лугах других районов нашего Союза.

5. Отмечается полное отсутствие обычных и широко распространенных луговых растений как красной овсяницы и луговой тимopheевки, встречающихся в соседнем районе в пределах лесного пояса.

Растительность низкогорных лугов юго-западного Алтая довольно близка по составу к растительности низкогорных лугов Тянь-шаня, которые описываются некоторыми исследователями как первичные образования. Пойменные луга, повидимому, почти аналогичны пойменным лугам, распространенным в северозападном Алтае.

### N. I. TEMNOEV

## Some floristic peculiarities of the meadows in the mountain steppe region of the south-western Altai

### Summary

The meadows occurring in the mountain steppe region of the south-western Altai situated at the elevation of 420 to 1000 m above sea level belong to two categories: flood plain meadows and low mountains meadows. Both of them represent secondary formations having arisen on the former sites of destroyed

mountain steppe brushwood and in a few instances of riparian willow-poplar flood plain forests.

The investigation of these meadows has shown the following:

1. The total number of species met with in the low mountain meadows nearly coincides with the number of species occurring in the brushwood coenoses in the site of which these meadows have arisen.

2. The greatest number of steppe plants occurs in the grass stand of the low mountain meadows that have developed on areas cleared of *Lonicera tatarica*. The least favourable to the spread of steppe plants are flood plain meadows into whose composition there enters a great number of typical meadow grasses.

3. From a comparison of the lists, showing the specific composition of the flood plain and low mountain meadows, it appears that these contain many floristic elements common to both. The coefficient of this commonness expressed after Jaccard's method is a high one amounting to 42,1 (for an *Alopecurus*-association in the flood plain meadows of the Vrona river valley V. V. Alechin obtained the coefficient 35,6).

4. Neither the low mountain meadows nor those of the flood plain, provided they are not boggy, are invaded by mosses so common in the flood plain and still more the watershed meadows in other regions of the Soviet Union.

5. Some of the usual widely distributed meadow plants, such as *Festuca rubra* and *Phleum pratense*, occurring in the adjoining region within the forest zone are entirely absent.

The vegetation of the low mountain meadows of the south-western Altai is much alike in its composition to that of the low mountain meadows of the Tian-Shan, described by some authors as primary formations, while the flood plain meadows appear to be analogous to those of the north-western Altai.

## РЕФЕРАТЫ

**A. Gravis.** Théorie des traces foliaires. Recueil de quelques travaux d'anatomie végétale exécutés à Liège de 1929 à 1935. Bruxelles. 1936, 1—61, avec XIII planches.

✓(А. Грaви. Теория листовых следов.)

Теория листовых следов в последнее время приобретает все больше сторонников. Для понимания структуры стебля эта теория является ценнейшей концепцией, вносящей организованность в представления о распределении сосудисто-волоконистых пучков и принцип динамичности в системы тканей, образующих центральный цилиндр.

Для двудольных растений теория листовых следов разработана со значительной долей подробности, начиная с исследований Негели и Ганштейна, с 50-х годов прошлого столетия. У двудольных растений есть в той или другой мере четко оформленный центральный цилиндр (стель), сформированный располагающимися по кругу листовыми следами, идущими от листьев различных ярусов. Не столь ясно в отношении листовых следов обстоит дело с однодольными растениями. Некоторые исследователи полагают даже, что у однодольных нет центрального цилиндра их считают астеличными. А так как листовые следы являются непременными слагающими центральный цилиндр, то и существование листовых следов у однодольных подвергается некоторому сомнению. Если же, кроме того, иметь в виду, что жилки листьев многих однодольных, в особенности из триб злаков, проходя через влагалище, затем вступают в осевой орган, образуют узел, переплетаясь и анастомозируя с другими пучками, то представить себе листовый след в стебле однодольного очень трудно. Ведь понятие о листовом следе включает в себе представление о более или менее выраженной индивидуальности этого компонента центрального цилиндра, а в узлах однодольных сосудисто-волоконистые пучки, вступившие из влагалища в осевой орган, быстрее и быстрее образом теряют свою индивидуальность.

Грaви полагает, что в осевых органах однодольных есть такие же листовые следы, как и в стеблях двудольных, столь же определенно выраженные, с определенной закономерностью расположенные и подчиняющиеся элементарному математическому абстрагированию.

Грaви с давних пор занимается изучением особенностей строения однодольных. Так, еще в 1898 г., им было опубликовано обширное исследование по анатомии *Tradescantia virginica*, в котором он детально описывает структуру и распределение сосудисто-волоконистых пучков в различных органах растения. Заведуя в течение ряда лет одной из ботанических кафедр Льежского университета, имея многочисленных учеников и интенсивно работая сам, профессор Грaви накопил значительный фактический материал для того, чтобы, излагая теорию листовых следов, распространить это учение и на однодольные.

Мы попытаемся изложить в этом реферате, как мы поняли теоретические представления проф. Грaви о листовых следах, по его статье, опубликованной в сборнике 1936 г., являющейся синтезом многолетних и настойчивых исследований.

Прежде всего, Грaви приводит номенклатуру сосудисто-волоконистых пучков, расположенных в листьях и стеблях, чтобы с большей точностью обозначить каждый пучок любого листового следа.

У покрытосеменных в середине каждого следа расположен пучок, отличающийся от прочих пучков того же следа наибольшей толщиной и длиной. Это пучок *серединный*, обозначаемый автором буквой *M* (*médian*). С каждой стороны от срединного пучка находится по пучку, несколько менее толстых и длинных, — *боковых* — *L* (*latéral*), а с внешней стороны каждого бокового пучка, расположено по одному *краевому* пучку — *m* (*marginal*).

Если число пучков в листовом следе превосходит 5, намечается присутствие более мелких пучков, расположенных между *M*, *L* и *m*. Пучки, залегающие между *M* и *L*, автором названы *промежуточными* — *i* — (*intermédiaires*), между *L* и *m* — *побочными* — *s* (*collatéraux*). Пучки же, находящиеся за *m*, *крайними* — *u* (*ultimes*).

Таким образом листовые следы могут состоять из весьма различного числа пучков. В соответствии с числом пучков, а также категорией этих пучков, для каждого листового следа должна существовать определенная формула, например как следующие три простые формулы: *M*, *m L M L m*, и *m s L i M i L s m u*.

В листовом следе существует не больше, чем одно *M*, два *L*, два *m*, но *i*, *s* и *u* могут быть более или менее многочисленными, как, например, в листовом следе, изображаемом формулой:  $(4u) m s L (3i) M (3i) L s m (4u)$ . Число мелких пучков не всегда одно и то же с правой и левой сторон.

Листовой след есть комплекс сосудисто-волоконистых пучков, общих листу и стеблю проникающих из листа в стебель и располагающихся в междоузлиях последнего. После более или менее долгого следования в стебле, эти листовые (*foliaires*) пучки встречаются другие пучки и сливаются с ними, образуя уже сложные пучки — *симподиальные* (*sympodiales*). Листовые пучки дают возможность проводить жидкости из стебля в листья и обратно. Симпо-

диальные пучки обеспечивают циркуляцию жидких веществ по всей длине стебля даже после того, как старые листья отмирают. Часто они достигают значительного развития и вообще обуславливают разрастание стебля в толщину. Наиболее резко выражено разрастание симподиальных пучков у древесных растений.

В некоторых случаях существуют пучки соединительные (*jonctionnaires*), которые, отделяясь от одного какого-либо пучка и проходя более или менее длинный путь, соединяются с другими пучками, устанавливая соединения между пучками.

Кроме листовых, симподиальных и соединительных пучков, автор называет еще несколько категорий пучков не столь общего характера по сравнению с первыми тремя: а) Пучки почечные (*gemmaïres*), спускающиеся из почек или веток и обычно различимые лишь в ране узлов. У некоторых растений они разветвляются и анастомозируют, образуя диафрагму, расположенную горизонтально и рассекающую узел (злак). б) Пучки сетчатые (*réticulaires*) — мелкие пучки, обеспечивающие коммуникацию между более крупными. Например, эти пучки образуют сплетения в петлях жилкования листьев многих двудольных. в) Пучки коровые (*coriaces*) и сердцевинные (*médullaires*), находящиеся снаружи и внутри кольца главных пучков.

Каждый комплекс сосудисто-волокнистых пучков, объединенный названием листового следа, имеет тип архитектуры, постоянный и определенно дифференцированный, характерный для каждого вида растения или для группы видов, родственных систематически и биологически. Листовые следы, существующие в одном и том же междоузлии, не все одинаково полны. На каждом данном уровне листовый след тем более редуцирован, чем более высоко расположенному листу он соответствует: пучки  $L\ M\ L$  — это формула листового следа, прошедшего до данного уровня наиболее длинный путь.

Таковы предпосылки общего характера, приводимые Г р а в и для установления концепции о листовом следе.

Из раздела труда автора, представляющего анализ фактического материала, отметим несколько сопоставлений, имеющих общий интерес.

Известно, что у ряда однодольных растений, и в особенности подчеркнуто — у пальм, сосудисто-волокнистые пучки стебля не спускаются отсюда, но следуют по весьма характерной кривой. Так как такое следование пучков впервые было описано у пальм, то и самый характер расположения пучков носит название пальмового типа. Каждый пучок, входя из листа в стебель, сначала направляется к центру стебля, затем спускается на некотором протяжении отсюда, дальше нижним концом своим опять приближаясь к периферии стебля, присоединяясь в узле к другим пучкам.

Согласно исследованиям ученика проф. Г р а в и — М о п о й е (*Мопуер*), один и тот же сосудисто-волокнистый пучок пальмового типа на различных участках своего следования выполняет несколько различные функции. Своим центрипетальным отрезком пучок обеспечивает обмен веществ, циркуляцию их, между листом и стеблем. В изгибе, заканчивающем внутренний конец, центрипетального отрезка пучка, происходит анастомозирование его с каким-либо из соседних сосудисто-волокнистых пучков. Когда лист пальмы отмирает и отпадает, то центрипетальные отрезки всех пучков, соответствующих данному листу, прекращают свою функцию. В замену этого срединные отрезки пучков продолжают служить путями для продвижения веществ по всей длине стебля, благодаря анастомозам с соответствующими отрезками пучков, идущими от верхних и нижних листьев.

Своим центрифугальным отрезком каждый пучок функционирует преимущественно, как механическая опора, так как в значительной доле своей эти отрезки состоят из толсто-стенных одревесневших волокон, с узкими клеточными полостями.

Нельзя не признать, что такая оригинальная дифференцировка отдельных отрезков сосудисто-волокнистого пучка некоторых однодольных растений вполне логична и заслуживает серьезного внимания, способствуя расширению и углублению наших представлений о пучках.

Г р а в и, в заключение, соглашается также с мнением, высказанным М о п о й е, что центрипетальный отрезок сосудисто-волокнистого пучка пальмового типа подобен индивидуальному участку пучка листового следа двудольного, а срединный отрезок — симподиальному участку того же пучка. Следовательно таким путем можно принципиально по существу структуры отождествлять листовый след однодольного с листовым следом двудольного. Расчленение листового следа на часть листовую (индивидуальную) и часть симподиальную имеет большое значение для понимания строения проводящей системы всех сосудистых растений. Что касается третьего отрезка пучка пальмового типа, центрифугального, то он часто отсутствует как у многих двудольных, так и у некоторых однодольных.

Правильное расположение пучков листовых следов кругами, концентрически по отношению к пучкам других листовых следов, является одной из характернейших черт структуры стеблей однодольных. Понять это, изобразить взаимное расположение пучков в каждом листовом следе и расположение листовых следов относительно друг друга соответствующими схемами, можно лишь путем последовательных поперечных разрезов исследуемых участков стебля.

Формулы для листовых следов знаков могут быть следующими (пример — *Dactylis glomerata*)

Для листового следа из 15 пучков:

$$i\ m\ c\ L\ (3i)\ M\ (2i)\ L\ c\ m\ i$$

Для листового следа из 29 пучков:

$$(2u)\ m\ (3c)\ L\ (7i)\ M\ (7i)\ L\ (3c)\ m\ (2u)$$

Для листового следа из 41 пучка:

$$(4u)\ m\ (5c)\ L\ (9i)\ M\ (9i)\ L\ (5c)\ m\ (4u)$$



Если соединить пучки одного и того же листового следа на поперечном разрезе стебля последовательно один за другим линиями, то получаются фигуры, в известной степени характерные для каждой систематической группы растений. Автор приводит 80 рисунков, изображающих схемы расположения пучков в листовых следах и самих листовых следов в стеблях различных однодольных и двудольных растений. Схемы исключительно интересны и дают совершенно новое и более отчетливое представление о листовых следах. Только путем зарисовывания соответствующих листовых следов на последовательных, по направлению сверху вниз, поперечных срезах органов, удалось найти правильную ориентацию листовых следов друг относительно друга в пространстве и передать схемами.

Так как листовый след есть совокупность сосудисто-волокнистых пучков, идущих из листа в стебель, то полнота каждого листового следа на данном уровне стебля находится в зависимости от близости к тому листу, который создал его. Листовой след, соответствующий наиболее близко расположенному листу (кверху), вообще наиболее полный из всех листовых следов данного среза. Прочие листовые следы будут тем более неполными, чем более высоко расположенному листу они соответствуют.

Хотя симподиальные участки листовых следов отличаются некоторыми структурными особенностями от индивидуальных участков (*faisceaux foliaires*), но лучше всего они могут быть выявлены путем наблюдений на последовательных поперечных разрезах, производимых сверху вниз. Последнее в особенности относится к однодольным. У двудольных обычно симподиальные участки листовых следов довольно легко отличимы от индивидуальных участков. Однако у лютиковых симподиальные участки редки и даже отсутствуют. У таких однодольных, как злаки и осоковые, повидимому настоящие симподиальные участки отсутствуют, листовые следы сообщаются друг с другом при помощи коротких соединительных пучков.

Следует отметить, что число пучков, составляющих листовые следы у зрелого растения, редуцировано в цветonoсных побегах, в стеблях хилых. Это число варьирует не только у различных видов, близких систематически, но даже у проростков оно меньше, чем у взрослых растений. Тип же распределения сосудистых пучков в листовых следах остается для каждой систематической индивидуальности весьма характерным.

В заключение своего труда проф. Грави приводит следующее.

Исследования в области анатомии сосудистой системы растений должны быть направлены не на соби́рание и перечисление мелких гистологических деталей, но на изучение крупных черт и признаков архитектуры пучков. В настоящее время успех растительной анатомии зависит от внимательного изучения листовых следов, их строения и их расположения. Этот раздел анатомии растений еще мало развернут. Он требует терпеливых наблюдений и хорошего метода. Кроме того важно избегать поспешных обобщений. Настоящий труд должен быть рассматриваем, как первая попытка ориентации, как отправная точка и руководство для дальнейших исследований.

В. Александров (г. Пушкин, ВИР)

**Bailey and Mary R. Vestal.** The orientation of cellulose in the secondary wall of tracheary cells. *Journal of the Arnold Arboretum*. 18, 185—195, 1937.

✓ (Бейли и Вестель. Распределение целлюлозы во вторичной оболочке сосудистых клеток.)

В последнее время уделяется много внимания изучению расположения молекулярных цепей, мицелл и фибрилл в клеточных оболочках хлопковых волосков, лубяных волокон, трахейд и других типов промышленно важных волокнистых образований. Различными исследователями были предложены разнообразные методы для выяснения особенностей тончайшей структуры оболочек растительных клеток: изучение видимых фибрилл оболочек и явления полосатости оболочек, распределения пор, щелей, образующихся вследствие раздавливания, угла затухания, дихроизма и других явлений в поляризованном свете, действия X-лучей и т. д. Каждый из этих методов дает ценные результаты при благоприятных условиях, но каждый из них может быть применен лишь для определенных объектов, для того или другого типа клеток. В особенности затрудняется изучение толстых оболочек, различные слои которых часто обладают различной тонкой структурой. Вследствие большой технической трудности изучения, в литературе находятся противоречащие друг другу утверждения относительно распределения целлюлозы в оболочках различных типов клеток одревесневших анатомических элементов.

Авторы предлагают метод, дающий возможность обнаружить распределение фибрилл в древесных оболочках. Сущность этого метода заключается в том, что путем соответствующей обработки оболочек удается получить образование в слоях вторичной оболочки темнотурных кристаллов йода. Эти кристаллы собираются в тонкие вытянутые кристаллические комплексы. Кристаллы, повидимому, возникают в вытянутых мелких полостях (*interstices*), расположенных в целлюлозной основе (*matrix*), и ориентированы параллельно длинной оси фибрилл целлюлозы. Образовавшиеся кристаллы или кристаллические агрегаты так характерны и так хорошо видны в микроскоп, что не только можно установить главное направление распределения их в целлюлозе при переходе от слоя к слою вторичной оболочки, но также наблюдать изменения в распределении, которые происходят на границах соприкасающихся слоев.

В результате применения новой методики, авторы получили ряд интересных данных относительно сущности структуры оболочек одревесневших анатомических элементов. Основные выводы их исследования следующие:

1. Кристаллы иода, отлагающиеся при соответствующей обработке одревесневшей оболочки, располагаются параллельно длинной оси фибрилл целлюлозы и, следовательно, параллельно расположению состоящих из цепи молекул мицелл.

2. У нормальных 3-слойных трахеид, трахеидных волокон и либриформа, расположение целлюлозы в наружном и среднем слоях вторичной оболочки более или менее колеблется от вида к виду, от клетки к клетке и в различных частях той же самой клетки.

3. При наличии больших окаймленных пор в анатомических элементах весенней древесины хвойных, целлюлоза располагается кругами в наружном слое, в срединном же слое оболочки фибриллы целлюлозы лишь просто изогнуты около пор.

4. В сосудах двудольных, в типах их, незначительно отличающихся от трахенд, распределение фибрилл целлюлозы походит на таковое же распределение в оболочках трахеид. Сильно специализированные типы сосудов двудольных (широкие и короткие членики их) имеют оболочки более сложного характера, чем вытянутых анатомических элементов.

Примечание референта. Так как авторы при обработке оболочек, после действия растворами иода, применяли 60% серную кислоту, разрушающую лигнин, то повидимому кристаллы иода отлагаются в тех щелях целлюлозной основы оболочки, в которых при одревеснении отлагается лигнин, т. е. в межмицеллярных пространствах.

*В. Александров* (Г. Пушкин, ВИР).

## ХРОНИКА

### Совещание по истории флоры и растительности СССР

В январе 1938 г. (с 25/I по 29/I, в Ленинграде состоялось совещание по истории флоры и растительности СССР, организованное Ботаническим Институтом Академии Наук СССР. Предметом занятий совещания являлась проблема реликтов во флоре СССР. Перед совещанием стояла задача подведения итогов изучения истории флоры и растительности нашей страны и, в частности, исследований по реликтовому вопросу.

В работах совещания принимали участие не только ленинградские, но и иногородние ботаники.

Заслушанные на совещании доклады (21 доклад) могут быть подразделены на две группы. Доклады первой группы касались общих вопросов палеогеографии, ботанической географии и истории флоры и имели, в некоторых случаях, обзорный характер.

Остальные доклады были посвящены истории флоры и растительности и реликтам отдельных областей СССР (Арктика, Кавказ, широколиственные леса Европейской части Союза и т. д.). К докладам первой группы относятся следующие:

1. И. П. Герасимов и К. К. Марков. Палеогеография СССР в ледниковую эпоху.
2. А. Н. Криштофович. История флоры палеарктики в течение неогена на основании палеонтологических данных.
3. В. Н. Сукачев. История флоры палеарктики в течение плейстоцена на основании палеонтологических данных.
4. А. В. Ярмоленко. Палеогеографические условия третичного и четвертичного периодов в свете гипотезы о перемещении полюсов.
5. А. Я. Тугаринов. Реликты орнитофауны СССР и их вероятная история.
6. Е. В. Вудьф. Понятие о реликте в ботанической географии.
7. Е. М. Лавренко. История изучения генезиса флоры и растительности СССР в связи с проблемой реликтов.

И. П. Герасимов и К. К. Марков в своем докладе нарисовали картину развития и распространения ледниковых явлений на территории СССР. Основной закономерностью оледенения в СССР являлось уменьшение его размеров к востоку Евразии, связанное с возрастанием континентальности климата. В связи с этим в Европейской части СССР оледенение имело характер ледникового лита, в Западной Сибири был развит сибирский ледниковый покров, для Восточной Сибири следует допустить лишь горное и предгорное оледенение и только местами оно захватывало и межгорные равнины. В Восточной Сибири, поэтому, во время ледникового периода создались условия, благоприятные для органической жизни. Указывая на неодинаковое количество оледенений в Европейской части СССР—3, Западной Сибири—1 и восточной Сибири (не установлено), докладчики допускают возможную несинхронность их. Межледниковые периоды характеризовались теплым и мягким климатом и ослаблением физико-географических контрастов.

И. П. Герасимов и К. К. Марков дали характеристику палеогеографических и палеоклиматических условий экстрагляциальных областей Союза, причем особого внимания заслуживает их предположение об относительной стабильности физико-географической обстановки в районах, удаленных от ледника. В южных районах изменения физико-географического режима проявлялись в колебаниях влажности климата, в наличии иливиальных фаз, особенно выраженных в предгорных территориях. В приледниковых районах наблюдалось непосредственное воздействие ледника, ухудшение климата, усиление обводнения, развитие рыхлых накоплений и образование лесовых покровов. Герасимов, отвергая теорию эолового происхождения лесса и допуская водно-ледниковое происхождение его, характеризует климатические условия эпохи лессообразования как суровые и аридные. К югу от ледника, по его мнению, простирались зоны — тундровая, тундрово-степная, ландшафтно-степная и ландшафтно-пустынная.

Авторы отмечают несовпадение понятий — четвертичный и ледниковый периоды. Они подразделяют последний на три этапа:

I этап — горные оледенения конца плицена и начала четвертичного периода,

II этап — покровные оледенения равнин,

III этап — послеледниковая эпоха, распадающаяся в историческом аспекте на ряд фаз.

В. Н. Сукачев дал обзор состава известных доледниковых (Курской, Воронежской и Сызранской), межледниковых и ледниковых (вюрмских) ископаемых флор. Особый интерес представляют его данные по пылевому анализу лессов и погребенных почв. Анализ показал большее содержание пылицы в лессах, чем в погребенных почвах, причем состав ее оказался в тех и других идентичным.

Наличие в лессах пылицы хвойных и даже широколиственных пород позволяет автору сделать заключение, что во время вюрмской ледниковой эпохи полоса тундры по окраине ледника была неширока и леса располагались на небольшом расстоянии от него. В связи с этим нет оснований, по мнению автора, допускать особенно большую суровость климата вюрмской

эпохи, хотя несомненно ухудшение его сказывалось и далеко на юге, так как именно на это время падает проникновение березы в Крым и развитие там березовых лесов. Тем не менее автор не склонен допустить возможность сохранения доледниковой растительности на Средне-Русской возвышенности.

Нахождение в лесе кусочков древесины, пыльцы *Nymphaea*, целых пыльников и т. д. убеждает автора в водном происхождении лесса, хотя он и не считает исключенной возможность, в отдельных случаях, иного его образования. Допуская водное происхождение лесса, В. Н. Сукачев полагает, что общего озеровидного бассейна здесь не было, так как недалеко от пояса отложения лесса располагались леса. Интересны соображения автора о том, что сибирские хвойные проникли на территорию Европейской части СССР еще в рисс-вюрмскую межледниковую эпоху, и указание его на отсутствие в Западной Сибири пылицы широколиственных пород (кроме липы).

А. Н. Криштофович изложил в докладе свою концепцию, уже опубликованную, о развитии флоры палеарктики.

Доклад Е. В. Вульфа „Понятие о реликте в ботанической географии“ был посвящен выяснению содержания некоторых терминов, употребляемых при изучении реликтов. Автор предлагает в понятие реликт вкладывать лишь географическое содержание, понимая под реликтовым ареалом остаток обширного ареала, сформировавшегося при иных условиях, чем современные. Под реликтовым видом следует разуметь остаток более или менее древней флоры, занимающий реликтовый ареал, независимо от того, является ли этот вид систематически изолированным осколком древней группы или нет. Для обозначения систематически изолированных видов целесообразно, по мнению автора, употребление термина Шретера — релстанцы, причем, очевидно, что это понятие далеко не всегда будет совпадать с понятием реликтового вида. Автор остановился, кроме того, на выяснении понятий эндемичного, абсолютного и местного реликтов, реликтов-переселенцев, псевдореликтов, культурных и антропогенных реликтов и дал классификацию реликтовых видов по их возрасту и происхождению. Весьма оригинальная и интересная классификация реликтов, вызвавшая оживленное обсуждение, была предложена Гроссгеймом.

Е. М. Лявренко посвятил свой доклад очерку исследований по истории флоры и растительности СССР и обзору методов (палео-экотопологический, фитопалеонтологический, ареалогический, филогенетический и эколого-фитоценологический), применявшихся при этом изучении.

II. Нижеследующие доклады касались истории флоры и растительности и реликтов отдельных областей СССР.

О реликтах во флоре Арктики были прочтены три доклада:

Б. Н. Городков. Степные реликты в Арктике.

Б. А. Тихомиров. О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах.

А. И. Толмачев. Реликты во флорах Советской Арктики.

Б. Н. Городков, подвергнув критике теорию перигляциальных степей и представление об исторической связи между растительностью тундровой и степной зон, выдвинул тезис, что зональность растительного покрова во время ледникового периода была подобна современной.

Факты, свидетельствующие в пользу теории перигляциальных степей (золотое лесообразование, степная фауна в лессе, присутствие корней степных злаков в лессе и т. д.), по его мнению или неверны или могут быть истолкованы иначе. Растения, квалифицируемые обычно в качестве степных реликтов в Арктике, или не имеют аркто-степной дизъюнкции ареала, встречаясь в степной, лесной и тундровой зонах (например, *Arenaria graminifolia* Trautv.) или не заходят в тундру (например *Anemone silvestris* L.)

*Carex supina* s. l. — единственный тундрово-степной вид, но его следует рассматривать, по мнению автора, как древний третичный вид, в прошлом широко распространенный. В степях и тундре есть лишь некоторые альпийцы, в ледниковую эпоху спустившиеся в степи и сохранившиеся там до нашего времени. Они также проникли и в Арктику (аркто-альпийцы). Отсутствие степняков в Арктике свидетельствует о том, что никогда тундровая зона не соприкасалась со степной и не сменялась непосредственно степной во времени.

Б. А. Тихомиров на основании изучения ископаемых растительных остатков в торфяниках с Ямального севера, севера Якутии (низовья Лены, окрестности бухты Тикси) и с Дальнего Востока (Чукотка, бассейн р. Пенжины) приходит к заключению, что в период послеледникового термического максимума лесные породы и леса продвигались значительно дальше на север, чем в настоящее время. Область бывшего облесения, по его представлениям, занимает в тундровой зоне СССР, от Карской тундры до низовьев р. Лены, полосу в  $1\frac{1}{2}$ —3° по широте. Подтверждением сказанному являются ископаемые остатки древесных пород в ямальских торфяниках и торфяниках из низовий Лены (*B. alba*, *Larix*, *Picea* и т. д.).

Последующие похолодание климата сместило северную границу леса к югу, но ряд видов сохранился в тундре, в пределах области бывшего облесения, и теперь эти виды являются реликтами ее лесного прошлого. Интересны соображения автора о влиянии лесов на состав тундровых фитоценозов, развившихся на их месте. Ряд синузий лесных фитоценозов, в частности, например, кустарниковые синузии лесов или оформились в виде самостоятельных ассоциаций или вошли в состав бореальных кустарниковых тундр, северная граница распространения которых довольно точно совпадает с границей бывшего облесения.

А. И. Толмачев отметил, что арктическая флора будучи молодой, ограниченной рамками четвертичного периода, является, тем не менее, сложным образованием, заключающим, наряду с основным ядром арктической флоры, некоторые остатки третичной флоры и элементы,

проникшие в Арктику в более позднее время и представляющие собой следы последующей эволюции ее флоры и растительности.

К третичным или, во всяком случае, доледниковым реликтам докладчик относит некоторые папоротники на севере Канадского архипелага (*Cystopteris fragilis*, два вида *Woodsia* в Гренландии) и *Chosenia macrolepis*, *Parrya Ermannii*, *Wahlenbergia expansa* в Арктической Берингии. С временем максимума оледенений докладчик связывает наиболее интенсивный обмен арктическими и альпийскими элементами, а для теплых и влажных межледниковых эпох предполагает на продвижение на тундру лесной растительности, результатом которого является, по его мнению, обогащение флор Арктики гипоарктическими элементами, некоторые из которых (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis idaea* и др.) получили широкое распространение и не носят характера реликтов. Для сухой и холодной межледниковой эпохи докладчик допускает проникновение в Арктику ксерофильных нагорно-степных элементов (*Oxytropis*, *Armeria*) заазиатской Сибири, тогда как послеледниковым иммиграция степных форм он придает меньшее значение, чем раньше. Для Европейской Арктики докладчик указывает на возможность существования межледниковых реликтов (напр. *Papaver lapponicum*, *Artemisia norvegica* и др.), разрыв ареалов которых между Уралом и Фенноскандией мог быть обусловлен бореальной трансгрессией и последующими фазами оледенения. Послеледниковое наводнение хвойных лесов на тундру оставило после себя следы в виде наличия в умеренных частях Арктики таких видов, как *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europea*, *Deschampsia flexuosa* и др.

Вопрос о реликтах в лесной зоне Европейской части СССР был затронут А. И. Лесковым в докладе „Реликтовые элементы во флоре лесного северо-востока Европейской части СССР“.

Автор датирует начало истории флоры лесного северо-востока временем рисс-вюрмского межледниковья. Он различает в составе этой флоры реликты рисс-вюрмской межледниковой эпохи, реликты флоры вюрма как перигляциальной, так и спустившейся с Урала, реликты холодного и континентального времени после отступления ледника (периода суховеев), остатки периода господства и далекого продвижения на запад сибирских хвойных (например лиственница в Восточной Карелии) и, наконец, остатки от более северного продвижения широколиственных лесов.

Реликтам в составе неморальной флоры Европейской части СССР и широколиственным реликтовым элементам во флоре Сибири были посвящены два доклада:

Ю. Д. Клеопов. Реликты во флоре широколиственных лесов Европейской части СССР.

М. М. Ильин. Реликтовые широколиственные элементы во флоре Сибири и их возможное происхождение.

Ю. Д. Клеопов в своем докладе дал интереснейший очерк развития неморальной флоры европейской равнины СССР в связи с вопросом о реликтовых элементах этой флоры. По его представлениям европейская неморальная флора является весьма сложным образованием, основное ядро которого составляет дериват тургайской флоры А. Н. Криштофовича. Она оформилась из последней в конце плиоцена и уже в это время простиралась на восток до Алтая, образуя особую европейскую провинцию тургайской флористической области.

Реликтовые элементы, входящие в состав неморальной флоры Европейской части СССР, отмечают последовательные этапы ее развития. Они характеризуются различным возрастом и происхождением, неодинаковым размахом дизъюнкций ареалов и объединяются Ю. Д. Клеоповым в следующие группы.

1. Третичные реликты, сохранившиеся во время рисского оледенения на Южном Урале и в Кузнецком Алатау в составе реликтовой формации липняков и характеризующиеся громадными дизъюнкциями ареалов (*Osmorhiza amurensis* — Северный Кавказ, Алтай, Дальний Восток; „европейцы“ на Кузнецком Алатау: *Sanicula europaea* на Кузнецком Алатау и *Sanicula uralensis* Kleor. n. sp., характеризующиеся череполосное распространение некоторых реликтов). Разрыв ареалов обусловлен рисским оледенением.

2. Неморальные рисс-вюрмские реликты представлены на европейской равнине СССР, во-первых лесными средиземноморскими реликтовыми элементами, проникшими через Балканы (*Tilia tomentosa*, *Quercus pubescens*, *Cornus mas*, *Cotinus coggygia*, *Staphylea pinnata*, *Carex brevicollis*, *Dianthus eupoticus* и т. д.) и Кавказ (*Arum orientale elongatum*, *Erysimum aureum*, *Gasperrina peucedanoides*, *Physospermum cornubiense*, и т. д.) в меридиально-пonti-ческую фазу рисс-вюрма и во-вторых, реликтами следующей субатлантической фазы, проникшими с запада и юго-запада (*Carpinus betulus* в Донбассе, *Prunus avium* на Ворскле, *Polystichum Braunii* по Днепру и т. д.).

3. Теневые и мезофильные атлантические реликты, распространившиеся в атлантический период поствягациала из своих вюрмских убежищ и получившие в следующей суббореальный период, в связи с сухостью климата и отступанием леса, дизъюнкции в ареалах (*Civiera europaea*, *Epipogon Gmelini*, *Anemone hepatica* и т. д. — карпатские мигранты на Подольско-Киевской возвышенности; *Festuca silvatica* и *Sanicula uralensis* — на Волжско-уральском водоразделе и т. д.).

Наконец, в современной неморальной флоре, по Клеопову, имеются еще реликтовый бетулярный элемент, реликты бореальной флоры и даже совсем юные элементы степной формации.

М. М. Ильин устанавливает во флоре Сибири три группы реликтов широколиственных лесов: 1) древне-средиземноморские, 2) атлантические и 3) палеоазиатские реликты.

Древне-средиземноморские реликты, наиболее древние (конец миоцена — начало плиоцена) характеризуются громадными дизъюнкциями ареалов, систематической изолированностью во флоре

Сибири и наличием близких к ним циклов форм в области Древнего Средиземья. Они представлены во флоре Сибири — *Galium Krylovii* Iljin, *Brunnera sibirica* Siev. и *Dentaria sibirica* Busch и встречаются в черновой тайге Алтайско-Западно-Саянской горной страны. Они являются остатком древней третичной флоры, некогда широко распространенной в Сибири. В Европе к ним систематически близки *Galium verum* L., *B. macrophylla* (M. B.) Lordkip. и *D. glandulosa* W. K.

Более молодые (верхнеплиоценовые) атлантические реликты европейского центра с относительно меньшей дизъюнкцией — от основного европейского ареала имеют близкие виды или виды той же секции во флоре Сибири и Дальнего Востока. Сосредоточены преимущественно в пределах Кузнецкого Алатау (*Bromus Benekenii* Trimen, *Brachypodium silvaticum* P. B., *Festuca gigantea* Will., *F. silvatica* Will., *Tilia septentrionalis* Rupr. и т. д.).

Пацифические реликты того же возраста, как и атлантические, тяготеют к Восточной Азии. Примеры: *Menispermum dahuricum*, *Festuca extremiorientalis* Ohwi, *Osmorrhiza amurensis* F. Schmidt. и др. Анализ ареалов и филогенетических связей указанных реликтов дал возможность автору высказать ряд интересных соображений относительно существования широколиственных лесов к северу от древнего Тетиса, о существовании в верхнетретичное время выраженной зональности растительности в Евразии, о наличии еще в начале третичного времени флористической границы, отделявшей западно-сибирскую провинцию от восточно-сибирской.

И. И. Спрыгин в докладе „Реликты во флоре Поволжья“ поддерживает взгляд на Приволжскую возвышенность, Среднее Заволжье, Южный Урал и Приуралье, как на ледниковые убежища, а в дальнейшем, центры расселения лесной и степной растительности. Считая, что степная растительность является древней — существовала уже в плиоцене, признавая Поволжье ее убежищем во время ледникового периода, И. И. Спрыгин рассматривает в качестве третичных степных реликтов следующие виды: *Globularia Willkommii*, *Schwereckia podolica*, *Draba Gmelini* и др. Кроме того в докладе был дан обзор и других реликтовых элементов флоры Поволжья.

Реликтам во флоре Средней Азии и Кавказа было посвящено несколько интересных докладов.

М. Г. Попов. Основные периоды формообразования и иммиграций во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры.

А. А. Гроссгейм. Реликты Восточного Закавказья.

В. П. Малеев. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа.

В. И. Кречетович. К вопросу о ледниковых псевдореликтах осок во флорах Кавказа и Средней Азии. Кроме того были прочитаны еще доклады:

А. С. Лазаренко. Реликты в бриофлоре Дальнего Востока.

Н. А. Миняев. Реликтовые элементы во флоре лишайников Восточной Прибалтики.

Совещанием были организованы комиссии по общим вопросам, по арктической флоре, по бореальной флоре, по неморальной флоре и степям, по Кавказу и Средней Азии, для обсуждения и разработки плана дальнейших исследований по истории флоры и растительности СССР.

Совещанием вынесено решение об организации при Ботаническом Институте Академии Наук СССР постоянной комиссии по истории флоры и растительности СССР, об основании Микропалеоботанической лаборатории, об учреждении серпального издания — Ареалы растений СССР, издании трудов Совещания и т. д.

Заслуживает быть отмеченной превосходная подготовка и организация совещания. К совещанию были изданы тезисы докладов и организована выставка.

А. Н. Пономарев (Пермь)

Редактор В. Л. Комаров

Техн. редактор И. М. Фролов

Сдано в набор 5/III 1938 г. Подписано к печати 27/IV 1938 г. Форм. бум. 70×108 см.

Печ. листов 6 1/2

Уч.-авт. л. 12,3

Ленбиомедгиз 21/л.

Заказ № 1962.

Леноблгродлит № 1915

Тираж 2825

Типография „Коминтерн“ Ленинград. Красная ул., 1.

## Членам Государственного Ботанического Об-ва

Задача Государственного Ботанического Общества — объединение ботаников СССР для содействия развитию ботанических дисциплин в соответствии с задачами социалистического строительства.

Для этого необходимо деловое сотрудничество членов Об-ва и осуществление такой программы работ, которая удовлетворяла бы запросы к Об-ву со стороны членов его и всех лиц и учреждений, заинтересованных в развитии ботанических наук и в выполнении ими служебной роли в социальном строительстве.

В целях установления деловой связи с членами Об-ва для совместного построения и осуществления программы Об-ва, Гос. Ботаническое Об-во обращается к Вам с просьбой высказаться, в письменной форме, по следующим основным вопросам:

1. Какие запросы имеются у Вас к Ботанич. Об-ву и чем, по Вашему мнению, оно может быть полезным для Вас и для развития ботанических наук.

2. В какой форме желаете Вы принять участие в работе Ботан. Общ. в 1938 г.? (Участие в консультационной работе Об-ва; в пропаганде ботанических знаний, в информации Об-ва о своей научной и научно-общественной деятельности; в объединении ботаников Вашего города, Вашего учреждения, Вашей специальности — в интересах Об-ва; в пополнении библиотеки Об-ва пожертвованием своих работ и дублетов из своей библиотеки; в написании для Ботанического Журнала СССР — органа Об-ва — обзорных и критических рефератов; в представлении для него же сведений для отдела научной и научно-общественной хроники; в содействии работе Об-ва по развитию стационарных полевых исследований; в представлении своих работ на собраниях Об-ва и т. д.)

Ответы прошу переслать по адресу: Ленинград, 1, Демидов пер., 8-а, Гос. Ботанич. Общество. Ученому секретарю Об-ва А. П. Шенникову.

Президент Об-ва академик *В. Комаров*

Цена 3 р. 50 к.

НКЗд. — БИОМЕДГИЗ — ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

(Журнал Русского Ботанического Общества)

Программа журнала: 1) оригинальные статьи по всем отраслям ботаники на русском языке, с франц., немецк. или английск. резюме, 2) флористические заметки, 3) обзоры по отдельным научным вопросам, 4) рефераты новых советских и важнейших иностранных работ, 5) критико-библиографические обзоры учебников и учебных пособий для университетов, 6) хроника научной жизни, 7) личные известия.

Редакционный комитет: *В. В. Алехин (Москва); Г. Г. Боссе (Москва) Н. А. Буш, Н. Н. Воронихин, Л. А. Иванов, акад. В. Л. Комаров, Л. И. Курсанов (Москва), Г. А. Левитский, [акад. В. Н. Любименко], акад. А. Рихтер, В. Н. Сукачев, В. А. Траншель, А. П. Шенников, Е. И. Штейнберг.*

Ответственный редактор: *В. Л. Комаров.*

Ответственный секретарь: *Е. И. Штейнберг.*

Адрес редакции: Ленинград 1, Демидов переулок, 9-а.

## ПОДПИСНАЯ ЦЕНА:

На год (6 номеров) — 21 руб.,

„ 6 мес. (3 номера) — 10 р. 50 коп.

*Avis de la rédaction:* à partir de 1932 le Journal Botanique de l'URSS est la suite du Journal de la Société Botanique de Russie. Les articles originaux sont accompagnés d'un résumé en langue étrangère.

*Adresse:* Léningrad, 1, Démidoff péreoulouk, 8-a.